Oscar Hertwig

Lehrbuch der

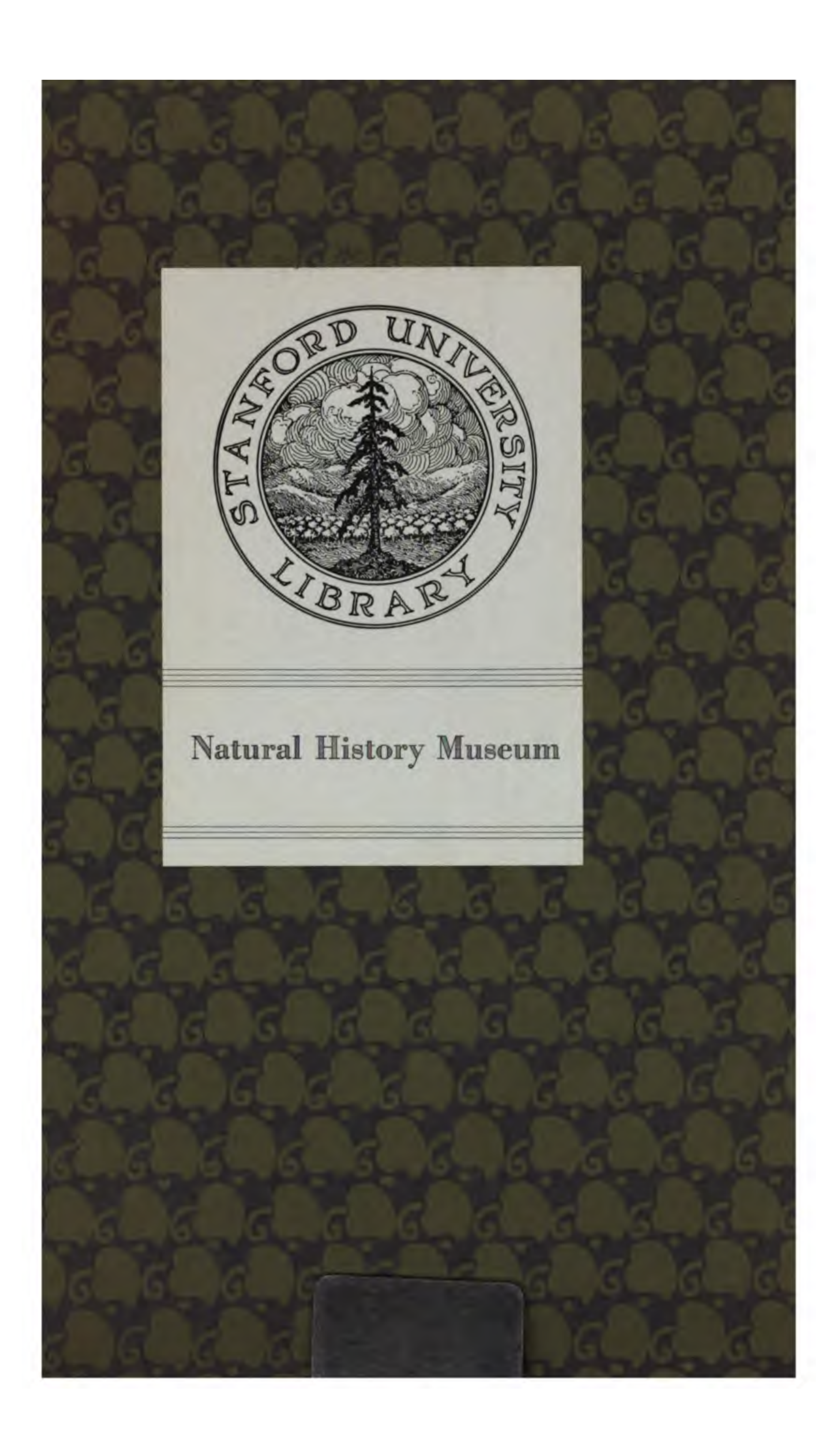
Entwicklungsgeschichte

des Menschen und der Wirbeltiere

Zehnte Auflage



Jena, Gustav Fischer


STANFORD UNIVERSITY
LIBRARY
Natural History Museum





OSCAR HERTWIG

LEHRBUCH

DER

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

DES MENSCHEN UND DER WIRBELTIERE

ZEHNTE AUFLAGE



LEHRBUCH
DER
ENTWICKLUNGSGESCHICHTE
DES MENSCHEN
UND DER WIRBELTIERE

VON

DR. OSCAR HERTWIG
O. Ö. PROFESSOR, DIREKTOR DES ANATOMISCH-BIOLOGISCHEN INSTITUTS DER UNIVERSITÄT BERLIN

ZEHNTE UMGEARBEITETE UND ERWEITERTE AUFLAGE

MIT 696 TEILS FARBIGEN ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1915

Vorwort zur ersten Auflage.

„Die Entwicklungsgeschichte ist der wahre Lichtträger für Untersuchungen über organische Körper."
C. E. v. BAER, Über Entwicklungsgeschichte der Tiere (Bd. I, S. 231).

Obwohl die Entwicklungsgeschichte der Tiere neben der Zellen- und Gewebelehre einen der jüngsten Zweige morphologischer Forschung darstellt, ist sie doch im Laufe von 60 Jahren zu einem kräftigen und stattlichen Baume herangewachsen. Durch zahlreiche entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen ist das Verständnis vom Bau der Organismen in hohem Maße vertieft worden. Auch das Studium des menschlichen Körpers hat aus denselben reichen Nutzen gezogen. Immer mehr findet die Entwicklungsgeschichte in den neueren anatomischen Lehrbüchern (GEGENBAUR, SCHWALBE) bei der Darstellung der einzelnen Organsysteme Berücksichtigung. In wie hohem Grade auf diese Weise Vieles lichtvoller und anziehender beschrieben werden kann, lehren am besten die Abschnitte über Gehirn, Auge, Herz usw., wie man bei einem Vergleich älterer und neuerer anatomischer Lehrbücher leicht erkennen wird.

Wenn man im allgemeinen nun auch davon überzeugt ist, daß die Entwicklungsgeschichte „einen Grundstein unseres Verständnisses organischer Formen" bildet, so wird ihr gleichwohl noch nicht die ihrer Bedeutung entsprechende Aufmerksamkeit geschenkt; namentlich ist sie noch nicht in dem Maße, wie es sein sollte, unentbehrlicher Bestandteil eines abgerundeten medizinischen und naturwissenschaftlichen Unterrichts geworden. Zum Teil mag die Ursache für diese Erscheinung darin zu suchen sein, daß in den Kreisen der Studierenden vielfach das Studium der Entwicklungsgeschichte für besonders schwierig, und ein Verständnis derselben für mühsam gehalten wird. Und so wagen sich Viele nicht in das anscheinend dunkle Gebiet.

Aber sollte wirklich die Entwicklung eines Organismus schwieriger zu verstehen sein als der fertige, komplizierte Bau?

In gewissem Grade ist dies der Fall gewesen zu einer Zeit, als über viele der wichtigsten Entwicklungsvorgänge, wie über die Keimblätter-, Urwirbelbildung usw., noch die verschiedensten, sich wider-

streitenden Meinungen herrschten, mit welchen der Vortragende zu rechnen hatte, und als viele Prozesse in ihrem Wesen und ihrer Bedeutung noch nicht verstanden waren. Aber dank den Ergebnissen der vergleichenden Embryologie ist die Zahl der unverständlichen Vorgänge mit jedem Jahr mehr verringert und in demselben Maße das Studium der Entwicklungsgeschichte auch für den Anfänger erleichtert worden.

Im Wesen des Entwicklungsprozesses liegt es jedenfalls nicht daß er schwieriger zu verstehen sein sollte, als der Bau der vollendeten Formen. Denn jede Entwicklung beginnt mit einem einfachsten Zustand, aus welchem sich der kompliziertere Schritt für Schritt ableiten und erklären läßt. —

Da ich seit 12 Jahren selbst das Studium der Entwicklungsgeschichte mit Vorliebe getrieben und mich mit ihm teils in jährlich wiederkehrenden akademischen Vorträgen, teils in einer Reihe von wissenschaftlichen Untersuchungen beschäftigt habe, ist früh der Wunsch in mir wachgerufen worden, der Entwicklungsgeschichte einen breiteren und festeren Boden im Unterricht zu gewinnen und ihr in weiteren Kreisen von Medizinern und naturwissenschaftlich Gebildeten Eingang zu verschaffen. Aus diesem Bestreben ist das vorliegende Lehrbuch entstanden, das sich zur Aufgabe gesetzt hat, insbesondere den komplizierten Bau des menschlichen Körpers durch Erkenntnis seiner Entwicklung verständlicher zu machen.

Zur Lösung meiner Aufgabe habe ich in dem vorliegenden Lehrbuch die vergleichende Forschungsmethode in den Vordergrund gestellt. Dadurch sehe ich mich in keinem Gegensatz zu einer anderen Richtung der embryologischen Forschung, welche den Schwerpunkt in die physiologische oder mechanische Erklärung der tierischen Körperformen legt. Eine solche Richtung halte ich für voll berechtigt und einer vergleichend-morphologischen Richtung so wenig entgegengesetzt, daß ich vielmehr glaube, daß erstere durch letztere eine nachhaltige Förderung in ihren Aufgaben erfahren kann.

Auch in vorliegendem Lehrbuch wird man finden, daß der mechanisch-physiologischen Erklärung der Formen volle Beachtung geschenkt worden ist. Man vergleiche den Abschnitt über die Zellteilung und das vierte Kapitel: „Allgemeine Besprechung der Entwicklungsprinzipien", in welchem über das Gesetz des ungleichen Wachstums und über die Prozesse der Faltenbildung und Ausstülpung gehandelt wird.

Bei der Darstellung der einzelnen Entwicklungsprozesse ist im großen und ganzen nur das Wichtigste ausgewählt, Nebensächliches weggelassen worden, um so die Einführung in das entwicklungsgeschichtliche Studium zu erleichtern. Bei fundamentalen Theorien bin ich auf ihre Geschichte ausführlicher eingegangen, da es von hohem Interesse ist und unter Umständen anregend wirkt, wenn man sieht,

auf welchem Wege der derzeitige Stand einer wissenschaftlichen Frage erreicht worden ist. In schwebenden Streitfragen habe ich zwar die Ansichten, welche mir die am meisten berechtigten zu sein scheinen, der Darstellung hauptsächlich zugrunde gelegt, dabei aber auch entgegengesetzte Auffassungen nicht unerwähnt gelassen.

Zahlreiche, in den Text gedruckte Abbildungen, sowie einige in Farbendruck hergestellte Tafeln werden zum leichteren Verständnis der einzelnen Entwicklungsvorgänge wesentlich beitragen.

Somit übergebe ich das Lehrbuch Ärzten und Studierenden der Medizin und Naturwissenschaften mit dem Wunsch, daß es das Studium der Entwicklungsgeschichte in weiteren Kreisen fördern und erleichtern und dadurch auch zu einem tieferen Verständnis vom Bau unseres eigenen Körpers beitragen möge.

Jena, Oktober 1886.

Oscar Hertwig.

Vorwort zur vierten Auflage.

Seit dem Erscheinen der dritten Auflage im Jahre 1890 hat mein Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte eine weitere Verbreitung gefunden, indem es in mehrere Sprachen übersetzt worden ist, in das Französische durch Dr. Charles Julin in Liège (1891), und in das Englische durch Professor Mark in Cambridge (1892). Eine italienische Übersetzung ist in Vorbereitung begriffen.

Die zahlreichen und ausgedehnten Untersuchungen, die jährlich auf dem Gebiete der Entwicklungsgeschichte veröffentlicht werden, haben auch bei der vorliegenden vierten Auflage zum Teil eingreifendere Veränderungen, zum Teil kleine Zusätze notwendig gemacht. So haben namentlich das zweite Kapitel über die Reifeerscheinungen des Eies, den Vergleich der Ei- und Samenbildung und den Befruchtungsprozeß, ferner das sechste Kapitel über das mittlere Keimblatt (Urmundtheorie), endlich die Abschnitte über die Entstehung des Afters, des Urogenitalsystems, des peripheren Nervensystems, die Segmenttheorie des Kopfes usw. eine neue Darstellung erfahren. Hierdurch sowie durch die Aufnahme von 23 neuen Abbildungen habe ich auch bei Herausgabe dieser vierten Auflage des Lehrbuchs mich bemüht, den in den letzten 3 Jahren erfolgten Fortschritten auf dem Gebiete der Entwicklungsgeschichte gerecht zu werden.

Berlin, Februar 1893.

Oscar Hertwig.

Vorwort zur sechsten Auflage.

So erfreulich es für einen Autor ist, wenn sein Werk eine größere Anzahl rasch sich folgender Auflagen erlebt, weil sie zeigen, daß seine Darstellung des Gegenstandes in weiteren Kreisen Anklang gefunden hat, so ist in mancher Hinsicht diese Freude doch keine vollkommen ungetrübte, wenigstens für den Herausgeber eines Lehrbuchs einer in raschem Fortschritt und Wechsel begriffenen Wissenschaft. Denn mit jeder Auflage sieht sich der Herausgeber aus seiner gewohnten wissenschaftlichen Tätigkeit herausgerissen, muß die Beschäftigung mit Fragen, denen er seine freie Zeit widmen möchte, vertagen und sich pflichtgemäß mit Gebieten beschäftigen, die seinen momentanen Interessen ferner liegen. So entsteht in ihm eine geteilte Stimmung, welcher der jüngst verstorbene, berühmte Pflanzenphysiologe SACHS einen etwas schroffen Ausdruck in dem Vorwort zu seinen Vorlesungen über Pflanzenphysiologie gegeben hat.

Wenn ich das dort Gesagte auch nicht in jeder Beziehung unterschreiben kann, so habe ich doch die von SACHS beschriebene Stimmung in ihren Ursachen verstehen gelernt. Wie in den Naturwissenschaften überhaupt, so insbesondere auch auf dem Gebiete der Entwicklungslehre wird so viel wissenschaftlich gearbeitet, daß die Literatur fortwährend in raschem Wachsen begriffen ist, und daß in wenigen Jahren fast jedes Kapitel geringere oder eingreifendere Veränderungen aufzuweisen hat. Daher sieht sich der Herausgeber, wenn er den Fortschritten seiner Wissenschaft Rechnung tragen will, fast Schritt für Schritt in die Lage gebracht, bald eingreifende, bald geringere Verbesserungen an dieser oder jener Stelle anzubringen, und dabei wird er angesichts der großen, in den verschiedenen Kulturländern jährlich erscheinenden Literatur doch die unangenehme Empfindung nicht los, daß es ohne einen unverhältnismäßigen Aufwand von Zeit und Mühe nicht möglich ist, allen auf einzelnen Gebieten erfolgten Fortschritten in gleichem Maße gerecht zu werden.

Daß die verbessernde Hand auch in der sechsten Auflage wieder an vielen Orten angelegt worden ist, obwohl erst 3 Jahre seit dem Erscheinen der fünften verflossen sind, wird dem Fachmann bei einer Durchsicht nicht entgehen. Ich hebe besonders hervor das Kapitel über den Befruchtungs- und Furchungsprozeß, über die Urmundtheorie, bei welcher ich auf verschiedene Einwände habe eingehen müssen, über das Urogenitalsystem (NAGEL), über das Integument, über das Zentralnervensystem (Einteilung in die drei primären Hirnblasen, Neuromerie) und anderes mehr. Auch einer Anregung von Professor BONNET folgend, habe ich eine größere Gleichmäßigkeit in der Nomen-

klatur durchzuführen und die willkürliche Benutzung einzelner Namen, wie es noch vielfach geschieht, tunlichst zu vermeiden gesucht.

Hiervon abgesehen, hat die neue Auflage namentlich auch in der Ausstattung mit neuen, gut ausgeführten Abbildungen erheblich gewonnen. Nicht nur ist ihre Anzahl von 348 auf 415 gestiegen, sondern es sind auch mehrere Abbildungen der älteren Auflagen durch neuere, bessere ersetzt worden. Hierbei war es mein besonderes Bestreben, die neue Auflage mit Abbildungen speziell aus der menschlichen Entwicklung in reicherem Maße wie früher auszustatten (vgl. Fig. 186, 187, 190, 209, 335, 338, 349, 405, 406).

Dem Herrn Verleger Dr. GUSTAV FISCHER, welcher meinen Wünschen in allen Richtungen entgegenzukommen bemüht war, freue ich mich bei dieser Gelegenheit meinen herzlichsten Dank auszusprechen, ebenso dem Herrn Privatdozenten und Assistenten am anatomisch-biologischen Institut Dr. R. KRAUSE, welchem ich eine Anzahl tadelloser Photogramme von embryologischen Präparaten behufs zinkographischer Reproduktion (Fig. 186, 187, 190, 209, 335, 338, 349, 405, 406) verdanke.

Eine Ergänzung findet mein Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte in dem Lehrbuch der allgemeinen Anatomie und Physiologie, von welchem ich in diesem Jahre nach längerer Verzögerung das Schlußheft erscheinen lassen konnte. Eine Ergänzung liefert dasselbe, wie ich schon dort hervorgehoben habe, insofern, als in ihm die physiologische Seite des Entwicklungsprozesses, die Entstehung der Gewebe, überhaupt die physiologischen Ursachen der Gewebe- und Organbildung nach den verschiedensten Richtungen erörtert werden.

Berlin, Pfingsten 1898.

Oscar Hertwig.

Vorwort zur achten Auflage.

Bei der Veranstaltung der achten Auflage sind einige Abschnitte neu eingefügt, andere stärker umgearbeitet worden. So hat das zweite Kapitel, welches über den Reife- und Befruchtungsprozeß des Eies handelt, durch einen Abschnitt über die experimentelle Parthenogenese eine Erweiterung erfahren. Der Abschnitt über die Entwicklung der Nebenniere ist ganz neu geschrieben und dabei viel eingehender wie früher abgehandelt worden. Bei der Darstellung von der Entwicklung der Muskulatur, der Harnorgane, des Glaskörpers ist den neu gewonnenen Ergebnissen der embryologischen Forschung Rechnung getragen und dadurch manche eingreifende Ver-

änderung notwendig geworden. Die Anzahl der zur Texterklärung dienenden Abbildungen ist um 71 vermehrt worden und dadurch jetzt auf 653 gestiegen.

Eine Ergänzung zu dem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, was allgemeinere Fragen und Theorien der Entwicklungslehre betrifft, bildet mein Lehrbuch der „allgemeinen Biologie“, welches vor einigen Monaten in zweiter[1]) vermehrter und mit 371 Abbildungen ausgestatteter Auflage erschienen ist.

Grunewald-Berlin, März 1906.

Oscar Hertwig.

Vorwort zur zehnten Auflage.

Der fünften Auflage der „Elemente“, die Anfang 1915 erschienen ist, folgt jetzt die zehnte Auflage des „Lehrbuchs der Entwicklungsgeschichte“ noch in demselben Jahre nach. Auch hier hat die Verlagshandlung von G. Fischer, trotz der durch den europäischen Krieg hervorgerufenen Störungen, eine Verzögerung in der Herausgabe nicht eintreten lassen wollen.

An vielen Kapiteln ist wieder die verbessernde Hand, besonders durch eine eingehendere Berücksichtigung der menschlichen Entwicklung, angelegt worden. Viele Abbildungen über die Implantation des menschlichen Eies, über die jüngsten menschlichen Embryonen, über die Entwicklung dieses und jenes Organs sind neu hinzugekommen. Infolgedessen hat sich die Zahl der Textabbildungen von 669 auf 696 erhöht. — Um trotz des erweiterten Inhalts den Umfang des Lehrbuchs nicht weiter anwachsen zu lassen, hat es sich als notwendig erwiesen, die Literaturübersicht auf einen engeren Raum zu beschränken, teils durch Streichung einzelner Nummern des alten Verzeichnisses, teils durch Abkürzung der Zitate und durch einen mehr zusammengedrängten Druck.

Grunewald-Berlin, im Juni 1915.

Oscar Hertwig.

---

1) Die „Allgemeine Biologie“ ist Ende April 1912 in vierter umgearbeiteter und erweiterter Auflage mit 478 teils farbigen Abbildungen im Text erschienen.

Inhalt.

Erster Hauptteil.

Erstes Kapitel.

Zweites Kapitel.

Drittes Kapitel.

Zweiter Hauptteil.

Fünfzehntes Kapitel.

Sechzehntes Kapitel.

Seite

Siebzehntes Kapitel.

Achtzehntes Kapitel.

Neunzehntes Kapitel.

Zwanzigstes Kapitel.

Einleitung.

Die individuelle Entwicklungsgeschichte oder Ontogenie (Embryologie) ist die Lehre vom Werden eines Organismus; sie hat die Formveränderungen, welche ein Organismus von seiner Entstehung im Ei bis zu seiner völligen Ausbildung durchläuft, zu beschreiben und in ihrem gesetzmäßigen Zusammenhange darzustellen. Als den Anfang des Entwicklungsprozesses können wir für die Wirbeltiere wie für alle höheren Tiere überhaupt die Befruchtung der Eizelle betrachten.

Bei der Darstellung der mit der Befruchtung beginnenden Veränderungen der Eizelle kann man zwei verschiedene Methoden wählen.

Bei der einen Methode legt man der Darstellung einen bestimmten Organismus zugrunde und beschreibt von Stunde zu Stunde, von Tag zu Tag die Veränderungen, die sein Keim vom Augenblick der Befruchtung an erfährt. In dieser Weise ist die Entwicklungsgeschichte des Hühnchens von C. E. v. Baer in seinem klassischen Werk und von Foster und Balfour in ihren Grundzügen der Entwicklungsgeschichte der Tiere bearbeitet worden. Die Methode hat den Vorteil, daß der Leser ein Bild von der Gesamtbeschaffenheit eines Organismus in den einzelnen Stadien seiner Entwicklung erhält.

Ein derartiges Lehrbuch eignet sich namentlich für solche, welche die Entwicklungsgeschichte eines einzelnen Tieres, wie z. B. des Hühnchens, aus eigener Anschauung durch Nachuntersuchung kennen lernen wollen. Dagegen ist es weniger geeignet für denjenigen, der ein zusammenhängendes Bild von der Entwicklung der einzelnen Organe, des Auges, des Herzens, des Gehirns usw., erhalten will. Denn die Bildung derselben wird ja an verschiedenen Orten bei Beschreibung jüngerer und älterer Embryonen abgehandelt. Der Leser muß, um sich einen Überblick über den Entwicklungsgang eines Organes zu verschaffen, an verschiedenen Stellen des Lehrbuchs nachschlagen und sich das hierauf Bezügliche zusammenstellen.

Für den Anfänger und für die Bedürfnisse des theoretischen Unterrichts in der Entwicklungsgeschichte empfiehlt sich die zweite Methode, welche die einzelnen Organe für sich der Reihe nach betrachtet

und die Veränderungen, welche ein einzelnes Organ während der Entwicklung von Anfang bis zu Ende zu durchlaufen hat, im Zusammenhang darstellt. In dieser Weise ist die Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere von KÖLLIKER beschrieben worden.

Die zweite Methode ist zugleich auch die einzig anwendbare, wenn es darauf ankommt, die Entwicklung mehrerer Organismen vergleichend zu untersuchen und die Lücken, die in unserer Erkenntnis des einen bestehen, durch das, was wir von nahe verwandten Tieren wissen, auszufüllen. In dieser Lage aber befinden wir uns, wenn wir uns ein Bild von der Entwicklung des menschlichen Körpers verschaffen wollen. Eine Darstellung, welche sich allein auf das, was wir vom Menschen wissen, beschränken wollte, würde sehr zahlreiche und große Lücken aufweisen. Denn bis jetzt hat noch keines Menschen Auge gesehen, wie das menschliche Ei befruchtet wird, wie es sich teilt, wie sich die Keimblätter bilden, wie sich die erste Anlage der wichtigsten Organe vollzieht. Gerade über den Zeitraum der ersten 2 Wochen, in welchen sich die verschiedenartigsten, grundlegenden Entwicklungsprozesse abspielen, wissen wir noch recht wenig; auch ist nur geringe Aussicht vorhanden, daß in dieser Beziehung eine Änderung so bald eintreten wird. Für eine vollständige Entwicklungsgeschichte des Menschen im strengsten Sinne des Wortes wird daher vielleicht niemals die Zeit gekommen sein.

Indessen sind die sich hier ergebenden Lücken in einer anderen, unser Wissensbedürfnis gleichfalls befriedigenden Weise auszufüllen. Das Studium der verschiedensten Wirbeltiere lehrt uns, daß sie sich nach einem gemeinsamen Plane entwickeln, daß die ersten Entwicklungsprozesse in allen prinzipiell wichtigen Punkten übereinstimmen, und daß Verschiedenheiten, die uns hier und da entgegentreten, durch Ursachen untergeordneter Art, wie z. B. durch einen größeren Gehalt der Eizelle an Dotter, hervorgerufen werden.

Wenn wir sehen, daß die erste Anlage des zentralen Nervensystems, des Auges, der Wirbelsäule, der Eingeweide usw. bei den Säugetieren im ganzen ebenso wie bei den Amphibien, Vögeln und Reptilien geschieht, so ist der Schluß sehr naheliegend und gerechtfertigt, es werde von dieser allgemeinen Erscheinung auch der Mensch in seiner Entwicklung keine Ausnahme machen. So werden wir beim Studium der Entwicklungsgeschichte von selbst auf die vergleichende Methode hingeführt. Was wir von der Entwicklung des Menschen der Natur der Sache nach nicht erfahren können, suchen wir durch die Untersuchung anderer Wirbeltiere zu erschließen.

In früheren Jahrzehnten war das Hühnchen das wichtigste Objekt, an welchem die zahlreichsten und vollständigsten Beobachtungsreihen gewonnen wurden. In den letzten Jahrzehnten hat sich die Forschung auch den Säugetieren, bei deren Untersuchung die

größten Schwierigkeiten zu überwinden sind, sowie den Reptilien, Amphibien, Fischen usw. zugewendet. Erst durch die Beobachtung so verschiedenartiger Objekte ist Klarheit in viele Vorgänge gebracht worden, die bei Betrachtung des Hühnerembryos allein uns in ihrem Wesen unverständlich geblieben waren. Denn erst so lernte man das Allgemeine und Wichtige vom Nebensächlichen und Unwichtigen unterscheiden und die Entwicklungsgesetze in ihrer Allgemeinheit verstehen.

Ich werde mich daher auch in diesem Lehrbuch nicht an ein einzelnes Objekt, wie an das Ei des Hühnchens oder des Kaninchens halten, sondern von allgemeineren, vergleichenden Gesichtspunkten aus darzustellen suchen, was wir durch ausgedehnte Untersuchungsreihen bisher über das Wesen des Befruchtungs- und des Furchungsprozesses, der Keimblätterbildung usw. als gesetzmäßig erkannt haben.

Indessen erwarte man kein Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte! Zweck und Aufgabe ist in erster Reihe, die Entwicklung und den Bau des menschlichen Körpers kennen zu lernen. Was wir darüber wissen, ist vor allen Dingen in den Vordergrund gestellt und die Entwicklungsgeschichte der übrigen Wirbeltiere nur, soweit es zu dem angedeuteten Zweck erforderlich war, herangezogen und gleichsam ausgenutzt worden. Zu einer genaueren Orientierung über das Gesamtgebiet gibt das jetzt abgeschlossene, drei Bände starke Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre Gelegenheit. (Gustav Fischer, Jena 1906.)

In die von mir in Aussicht genommene Einteilung des entwicklungsgeschichtlichen Materials nach den einzelnen Organsystemen läßt sich eine große Reihe von Vorgängen, mit denen die Entwicklung beginnt, nicht einordnen, da am Anfang die Anlagen zu bestimmten, später gesonderten Organen im Keim nicht erkennbar sind. Ehe es zur Organbildung überhaupt kommt, sondert sich erst das Ei in zahlreiche Zellen; diese ordnen sich darauf in einzelne größere Komplexe, die man die Keimblätter oder die Primitivorgane des Embryos genannt hat. Ferner werden bei den höheren Wirbeltieren einzelne Organe gebildet, die nur für das embryonale Leben von Bedeutung sind und später wieder verloren gehen, die Eihüllen nämlich und die Eianhänge. Alle derartigen Vorgänge werden wir im Zusammenhang für sich besonders behandeln. Hiernach können wir unser Thema in zwei Hauptabschnitte zerlegen, von welchen der erste über die Anfangsprozesse der Entwicklung und über die embryonalen Hüllen, der zweite über die Entstehung der einzelnen Organsysteme handeln wird.

Das Wissen, welches die gegenwärtige Generation von der Entwicklung der Organismen besitzt, erfährt ohne Frage eine wesentliche Vertiefung und gewinnt an menschlichem Interesse, wenn wir uns bei Aneignung unserer derzeitigen Kenntnisse und Anschauungsweisen zugleich auch vergegenwärtigen, wie dieselben historisch allmählich

gewonnen, von roheren Anfängen aus vervollkommnet und allmählich geklärt worden sind. Daher wird an dem Schluß zahlreicher Kapitel auch auf die Geschichte der in ihnen dargestellten Fragen eingegangen werden. Außerdem aber habe ich mich bei der Veranstaltung der neunten Auflage entschlossen, in ihr auch gleich am Anfang eine kurze zusammenhängende Darstellung von der Geschichte der Entwicklungslehre, ihrer wichtigsten Entdeckungen, der Vervollkommnung der Untersuchungsmethoden, der führenden Theorien und Hypothesen zu geben. Denn nichts ist wohl so geeignet als historische Studien, um in uns die Überzeugung zu erwecken, daß auch die in unserer Zeit herrschenden naturwissenschaftlichen Theorien und Lehren nur etwas Relatives und Einseitiges sind.

Den geschichtlichen Exkurs beginne ich erst vom 16. Jahrhundert an, da in ihm nach der Ruhe des Mittelalters die moderne naturwissenschaftliche Bewegung ihren Ausgang nimmt und von da an sich in einem immer beschleunigteren Tempo zu einer die moderne Ideenwelt umgestaltenden und beherrschenden Macht entwickelt[1]).

---

1) Als Grundlage für diesen Abschnitt habe ich die geschichtliche Einleitung benutzt, welche ich dem von mir mit anderen Forschern bearbeiteten großen Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre im Jahre 1906 vorausgeschickt habe und hier in etwas gekürzter und veränderter Fassung wiedergebe.

Grundriß der Geschichte der Entwicklungslehre.

I. Die Entwicklungslehre im 16. bis 18. Jahrhundert.

Beim Studium entwicklungsgeschichtlicher Abhandlungen aus dem 16. bis 18. Jahrhundert sieht sich der Leser in eine fremde Welt naturwissenschaftlicher Auffassungen und Streitfragen versetzt. In Fragen, über die sich jetzt jedermann leicht aus eigener Anschauung unterrichten kann und deren Erklärung seinem Denken keine Schwierigkeiten verursacht, sieht er die größten Forscher im Dunkel herumtappen; er sieht, wie sie sich bei mangelnder Erkenntnis des Tatsachenmateriales in den verschiedenartigsten Hypothesen verlieren, die uns jetzt abenteuerlich vorkommen und, losgelöst aus ihrem Zusammenhang, oft nicht zum Vorteil ihrer Urheber beurteilt werden. Wohl mancher wird auch nach der Lektüre eines alten Buches dasselbe mit dem befriedigenden Gefühle beiseite legen, dem GOETHE mit den Worten: „Wie wirs zuletzt so herrlich weit gebracht" einen bezeichnenden Ausdruck gegeben hat. Wer indessen tiefer in den Werdegang der Wissenschaft einzudringen sucht, wird es nicht immer leicht finden, sich ein billiges Urteil über die wissenschaftliche Bedeutung der einzelnen Hypothesen und über das Verdienst der einzelnen Persönlichkeiten zu bilden, wenn uns Wahres und Falsches in ihren Untersuchungen, ihren Wahrnehmungen und Folgerungen oft wunderbar gemischt entgegentritt. Leicht wird bevorzugt, was zu Anschauungen des Kritikers am meisten Verwandtschaft darbietet, in ähnlicher Weise, wie zuweilen historische Schriftsteller ihren eigenen politischen Standpunkt zum Maßstab bei der Beurteilung von Geschichtsereignissen machen.

Wer von einem objektiveren Standpunkt aus die Wirksamkeit einzelner Naturforscher in früheren Jahrhunderten beurteilen will, wird versuchen müssen, sich ein Bild von der Gesamtlage der einzelnen wissenschaftlichen Perioden, von ihren Forschungsmitteln, von ihrem geistigen Zustand zu verschaffen, um so den richtigen Hintergrund für das Verständnis des einzelnen zu gewinnen.

Wenn wir von diesem Gesichtspunkte aus das 19. Jahrhundert mit seinen drei Vorgängern vergleichen, so werden wir zu dem Ergebnis kommen, daß in diesen für ein systematisches und erfolgreich fortschreitendes Studium der Entwicklungslehre die Vorbedingungen noch so gut wie ganz fehlten. Denn einmal geboten die älteren Naturforscher noch nicht über die technischen Hilfsmittel und Untersuchungsmethoden, ohne welche erfolgreiche Untersuchungen auf entwicklungsgeschichtlichem Gebiete nicht möglich sind. Zweitens fehlten noch die wissen-

schaftlichen allgemeinen Begriffe über die feinere tierische Organisation, welche, erst auf Grund ausgedehnter und mühsamer Untersuchungen von mehreren Generationen von Naturforschern allmählich erworben, für das richtige Verständnis des Entwicklungsprozesses unentbehrlich sind.

Was den ersten Punkt betrifft, so war die Untersuchungstechnik in einer Richtung allerdings schon hoch ausgebildet. Mit feinen Scheren, Messern und Nadeln verstanden die Anatomen früherer Jahrhunderte in der Organzergliederung Vortreffliches zu leisten. Auch die Technik der Injektion von Gefäßen mit gefärbten Flüssigkeiten oder erstarrenden Massen oder selbst mit Luft wurde schon von einzelnen in meisterhafter Weise gehandhabt, wobei feine Kanülen oder in feine Spitzen ausgezogene Glasröhren benutzt wurden. Ein SWAMMERDAM muß ein wahrer Virtuos in der Anfertigung minutiöser Organzergliederungen gewesen sein; wahrscheinlich würde es ihm kein heute lebender Anatom in der Ausübung dieses Zweiges der Technik, sowie in beharrlicher, zur Erzielung gelungener Präparate unentbehrlicher Ausdauer und Geduld gleich tun. Allein hiermit ist bei entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen nur wenig zu erreichen. Zur Zeit, wo die einzelnen Embryonen eine solche Größe und Konsistenz besitzen, daß sie sich mit Scheren und Nadeln, eventuell mit Zuhilfenahme von Lupen, zerlegen lassen, zeigen sie schon alle einzelnen Organe in wesentlich derselben Weise wie das ausgebildete Geschöpf, so daß auf die Frage, wie entsteht das einzelne Organ, kein Licht mehr fällt; im Gegenteil leistet die Zergliederung eher der Annahme Vorschub, es seien bei den Embryonen schon alle Organe, wie bei den Erwachsenen, nur in viel kleinerem Maßstab und in zarterer Beschaffenheit vorhanden.

Auf noch früheren Stadien, denen jetzt das Interesse bei entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen fast ausschließlich zugewandt ist, sind die Keime so weich und so klein, daß mit der gewöhnlichen anatomischen Präparationstechnik keine besonderen Erfolge, auch bei dem größten Geschick und der größten Ausdauer, zu gewinnen sind. Hier spielen sich aber gerade die Vorgänge ab, welche uns über das Wesen des ganzen Entwicklungsprozesses eigentlich erst aufklären. Um hier Fortschritte zu erzielen, mußte sich erst eine besondere mikroskopische Technik neben der anatomischen Zergliederungskunst ausbilden; man mußte lernen, sich chemischer Hilfsmittel zu bedienen, teils um die weichen Keime zu härten und zu konservieren, damit sie geeignet zum Schneiden und zum Zerzupfen werden, teils um in der weichen, durchscheinenden, organischen Substanz durch Gerinnung optische Unterschiede hervorzurufen und so verborgene Strukturen erst sichtbar zu machen. In letzterer Hinsicht wurde ein mächtiges Hilfsmittel die Färbetechnik. Die chemischen Hilfsmittel mußten dann wieder, um leistungsfähiger zu werden, mit anderen, für mikroskopische Objekte geeigneten Methoden kombiniert werden. Die anatomische Zergliederung mit Messer und Schere mußte durch die Anfertigung dünner, durchsichtiger Schnittpräparate vermittels des Rasiermessers oder mit Hilfe komplizierter Schneideinstrumente (der Mikrotome) ersetzt werden. Auch war die Technik zu erfinden, so gewonnene mikroskopische Präparate als Sammlungsgegenstände aufzubewahren. Das alles aber sind, zugleich mit der außerordentlichen Vervollkommnung der Mikroskope und anderer Hilfsinstrumente der Präzisionsmechanik, im wesentlichen Errungenschaften des 19. Jahrhunderts;

durch sie ist die Entwicklungslehre erst eigentlich zu einer methodisch betriebenen Wissenschaft geworden.

Vereinzelten Versuchen in der bezeichneten Richtung begegnen wir freilich auch in früheren Jahrhunderten. In seiner Bibel der Natur berichtet uns Swammerdam, daß er sich „andere Kunstgriffe" ersonnen habe, als es ihm nicht gelang, die befruchteten Froscheier mit den gewöhnlichen Methoden „zu zerlegen". Er machte die Froscheier härter, indem er sie kochte; er legte sie auch in verschiedene Flüssigkeiten ein, teils in der Absicht, dadurch ihre gallertige Hülle aufzulösen, teils dem Eidotter mehr Festigkeit zu geben. In gleicher Absicht bediente sich Haller bei der Untersuchung der Entwicklung des Hühnchens starken Weingeistes. Ebenso berichtet uns Spallanzani, daß er an Fliegenpuppen (1786, S. 417), die im frischen Zustand nur aus einer schleimigen Substanz zu bestehen schienen, nachdem er sie gekocht hatte, ihre Flügel, Rüssel und Kopf habe unterscheiden können. Und an einer anderen Stelle (S. 423) bemerkte er: „Gefärbte Aufgüsse tun den Naturforschern gute Dienste, einige Organe der Pflanzen dem Auge deutlich sichtbar zu machen, dadurch, daß sie von ihnen die Farbe annehmen." „Herr Bonnet hat durch diese Erfindung die kleinen Gefäße, die in den Samenblättern befindlich sind und von dem Embryo ausgehen, entdeckt."

Größere Bedeutung haben aber damals solche vereinzelten Versuche für die Ausbildung einer rationellen embryologischen Untersuchungsmethode nicht gewonnen. Auch wurde das Zustandekommen einer solchen offenbar dadurch sehr erschwert, daß, während die anatomische Zergliederungstechnik im Interesse der ärztlichen Praxis gelehrt und vom Lehrer dem Schüler mitgeteilt wurde, embryologische Studien immer nur von sehr wenigen vereinzelten Forschern aus rein wissenschaftlichem Interesse und ausnahmsweise betrieben wurden. Daher war jeder Forscher auf diesem Gebiete zu jener Zeit ein Autodidakt, der erst auf eigenen Wegen sich die Erfahrungen seiner Vorgänger wieder mühsam erwerben mußte, ehe er Eigenes hinzuzufügen überhaupt beginnen konnte. Besser aber als durch Bücher werden gerade Untersuchungsmethoden und Kunstgriffe, wie jeder von uns aus eigener Erfahrung weiß, durch persönliche Anleitung verbreitet. Daher spielen denn auch unsere wissenschaftlichen Institute als Pflegestätten rationeller Methodik für die Erhaltung und Fortbildung wissenschaftlicher Arbeitsweise eine außerordentliche Rolle.

Vielleicht noch wichtiger für die richtige Beurteilung der embryologischen Arbeit im 16. bis 18. Jahrhundert halte ich den zweiten oben erwähnten Punkt: den Mangel einiger allgemeiner wissenschaftlicher Begriffe, die für das Verständnis des Entwicklungsprozesses unentbehrlich sind. Ich meine vor allen Dingen die grundlegenden Vorstellungen, daß Pflanzen und Tiere sich aus elementaren Lebenseinheiten, den Zellen, aufbauen, daß diese sich durch Teilung fortpflanzen, und daß sie die verschiedenartigsten Elementarstrukturen aus sich hervorbringen können. Ohne diese Vorstellungen, welche erst durch die mikroskopischen Studien über den feineren Bau der Organismen, verbunden mit philosophischen Betrachtungen, allmählich in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts gewonnen wurden, war weder vom Ausgangspunkt und Anfang des Entwicklungsprozesses, noch vom Wachstum der organischen Teile ein wissenschaftliches Verständnis zu gewinnen. Daher sehen wir bei allen Forschern, von Malpighi und Swam-

MERDAM bis HALLER und CASP. FR. WOLFF, die Frage, was ist der Keim der Organismen, die Klippe bilden, an der sie ohne Ausnahme Schiffbruch erlitten.

Wie die Beobachtung von allgemeinen Vorstellungen beherrscht wird, zeigt uns ein lehrreiches Beispiel. Mit Lupenvergrößerung läßt sich der Furchungsprozeß des Froscheies recht gut beobachten, und ohne Frage sind einzelne Stadien desselben auch in früheren Jahrhunderten schon mehrfach gesehen, aber nicht beachtet und zum Gegenstand wissenschaftlichen Nachdenkens gemacht worden, weil sich kein Berührungspunkt mit irgendeiner Allgemeinvorstellung fand. SWAMMERDAM (1752, S. 321) bildet das Stadium der Zweiteilung genau ab und beschreibt es auf Grund einer ganz vortrefflichen Beobachtung auch mit den Worten: „Ferner war das Fröschchen gleichsam in zwei Teile geteilt (Fig. 1) und das zwar vermittelst einer sehr merklichen Grube oder Zusammenfaltung.“ „Aber da ich nun das Ei (das durch Kochen gehärtet war) bei gedachter Furche voneinander trennte, so sah ich, daß sie auf der einen Seite des Frosches beinahe bis auf die Mitte seines Leibes ging; auf der anderen Seite war die Furche bei weitem nicht so tief, sondern nur ein wenig eingekerbt.“



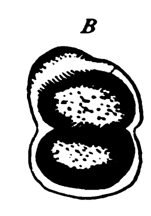


Fig. 1. **Froscheier, auf dem Stadium der Zweiteilung** von SWAMMERDAM beschrieben.

In dem Vorstellungskreis von SWAMMERDAM konnte die wichtige Beobachtung nur zu den wissenschaftlich wertlosen Sätzen Veranlassung geben: „Die Bemerkung der Furche oder Falte am Leibe des Frosches, die ich auch hernachmals an lebendigen Fröschen entdeckte, nachdem ich vorhin zufälligerweise darauf gekommen war, gab mir ein großes Licht, wie es mit dem schnellen Auswuchs und der Verlängerung des Frosches zugehe. Er reckt sich den 4. Tag nach seiner Geburt aus. Ich halte also dafür, daß aus dem einen Teile Kopf und Brust des ausgebrüteten Frosches und aus dem anderen Bauch und Schwanz hervorwachse.“

Es fehlte ferner den alten Naturforschern das System vergleichend-anatomischer Vorstellungen, der Begriff von Analogie und Homologie, der Begriff verschiedener Typen der Organisation, der Begriff einer stufenweisen Ausbildung und einer Umbildung der einzelnen Organe und dergleichen mehr. Das alles sind ja erst geistige Errungenschaften, die wir dem Ende des 18. und dem Anfang des 19. Jahrhunderts verdanken, Forschern, wie CUVIER, MECKEL, G. S. HILAIRE, OKEN, LAMARCK, welche die Ergebnisse ausgedehnter Zergliederungen der verschiedensten Tiere zu sichten und mit Ideen zu beleben verstanden.

Zwar verglichen die alten Naturforscher des 16. bis 18. Jahrhunderts die einzelnen Organismen in ihrem Bau und in ihrer Entwicklung untereinander, aber ohne jede Methode. Ihr Vergleichen muß daher noch als ein mehr oder minder unwissenschaftliches und planloses bezeichnet werden, so wenn die Entwicklung des Tieres mit der Entwicklung der Pflanze, die Entwicklung des Insektes mit derjenigen des Menschen, oder wenn Saftröhren der Pflanzen mit den Blutgefäßen der Tiere verglichen und für anatomisch gleichwertige Bildungen gehalten wurden.

Daß die einzelnen Organe, wie das Nervensystem, das Skelett, die Sinnesorgane usw., während der Entwicklung aus einfacheren in kompliziertere Formen übergehen, also eine Stufenfolge verschiedener Zustände durchlaufen müssen, ist eine Vorstellung, die den alten Naturforschern noch durchaus fern lag. Wenn Unterschiede zwischen den embryonalen und definitiven Verhältnissen besonders sinnenfällig hervortraten, suchte man sie anstatt „vergleichend-morphologisch" in irgendeiner anderen Weise zu deuten, wie durch ein zu verschiedenen Zeiten ungleiches Wachstum der einzelnen Organe, durch Häutungsprozesse, vornehmlich aber durch eine Veränderung im Aggregatzustande, der auf frühen Stufen ein noch flüssiger sei und dann allmählich ein festerer werde. Das sind Ideengänge, die in verschiedener Form von SWAMMERDAM bis zu BONNET und HALLER immer wiederkehren. Während der Entwicklung müssen die Flüssigkeiten im Ei, wie sich SWAMMERDAM ausdrückt, „verrauchen", oder es müssen die überflüssigen Feuchtigkeiten verzehrt werden, damit die Gliedmaßen mehr erhärten und die Hüllen durchbrechen können.

Bei Berücksichtigung der dargelegten Momente wird man es begreiflich finden, daß die spezielle Entwicklungsgeschichte einzelner Organsysteme, die in unserem Zeitalter den Hauptgegenstand embryologischer Untersuchungen ausmacht, noch keine Pflege finden konnte. Man beschränkte sich fast stets auf die Zergliederung älterer Embryonen, bei denen die hauptsächlichsten Organe schon in ihren Umrissen angelegt sind; man richtete sein Augenmerk auf die äußeren Körperformen, namentlich auf die Beschaffenheit der Eihüllen, endlich auf biologische Verhältnisse. Besonders sind es die Insekten, die Amphibien, das Huhn und die Säugetiere, in deren Entwicklung man sich bemühte einzudringen.

Über die Insekten erschienen die epochemachenden Abhandlungen von SWAMMERDAM, MALPIGHI und RÉAUMUR. SWAMMERDAM (1637—1680) teilt uns eine Fülle der feinsten Beobachtungen über die verschiedenen Ordnungen der Insekten mit (Laus, Libelle, Ameise, Schmetterling, Fliege) und gibt uns einen Überblick über die Veränderungen, die sich bei den einzelnen Metamorphosen vollziehen. Seine Untersuchungen, durch welche er die Bewunderung seiner Zeitgenossen erregte, wurden zum Teil erst nach seinem Tode von seinem Landsmann BOERHAVE gesammelt und als Biblia naturae 1737 herausgegeben. Nicht minder berühmt ist die Abhandlung von MARCELLUS MALPIGHI (1628 bis 1694) über den Seidenspinner (De Bombyce), und die 1734—1742 von RÉAUMUR in 6 Bänden herausgegebenen „Mémoires pour servir à l'histoire naturelle des insectes".

Mit der Amphibienentwicklung beschäftigen sich SWAMMERDAM (Frosch), RÖSEL VON ROSENHOF und noch eingehender der Abt SPALLANZANI (1729—1799) (Frosch, Laubfrosch, Erdkröte, Salamander); SPALLANZANI wußte zugleich auch seine Beobachtungen durch eine Reihe wichtiger Experimente zu vertiefen.

Ein bevorzugtes Objekt für embryologische Forschungen wurde von Anfang an das Hühnerei, wahrscheinlich schon aus dem Grunde, weil das Beobachtungsmaterial so leicht und reichlich fast zu allen Jahreszeiten zu erhalten ist. Doch auch die Entwicklung der Säugetiere wurde an verschiedenen Arten (Kaninchen, Hund, Hirsch usw.) studiert, wobei allerdings am meisten nur die Eihäute beachtet wurden. An FABRICIUS AB AQUAPENDENTE, der Professor in Pavia war

und zwei Schriften „De formato foetu“ (1600) und „De formatione foetus“ (1604) veröffentlichte, schließt sich in England der berühmte HARVEY (1578—1658) an mit seinen 1651 erschienenen „Exercitationes de generatione animalium“, in Holland der Anatom REGNIER DE GRAAF (1641—1673), mit seiner ausgezeichneten Abhandlung „De mulierum organis“. Erheblich gefördert wurde die Kenntnis von der Entwicklung des Hühnchens durch MARCELIUS MALPIGHI, welcher auch schon den Kunstgriff anwandte, die Keimscheibe zu umschneiden und vom Dotter abzuheben. Seine beiden Schriften „De formatione pulli in ovo“ und „De ovo incubato“ sind gleichzeitig auch mit Abbildungen ausgestattet, welche sich durch größere Genauigkeit in der Wiedergabe und durch bessere Ausführung auszeichnen. Einen weiteren Fortschritt bahnen die vielgenannten und berühmten Untersuchungen HALLERS: „Sur la formation du coeur dans le poulet“ (Lausanne 1758) an, in welchen die Umwandlung eines Organsystems, die Entstehung des gekammerten Herzens aus einem gekrümmten Schlauch zum erstenmal genauer verfolgt wurde.

Alle seine Vorgänger aber übertrifft durch Schärfe der Beobachtungen und durch die Tragweite der aus ihnen gezogenen Schlüsse CASP. FRIEDR. WOLFF, auf dessen Abhandlung „De formatione intestinorum“ (1768—1769) später noch genauer eingegangen werden wird.

Wie in der Entwicklung jeder Wissenschaft, so treten auch in der Entwicklung der Embryologie einzelne Errungenschaften durch ihre weittragende Bedeutung gewissermaßen wie Meilensteine der Erkenntnis besonders hervor. Als solche betrachte ich 1. die in dem Satze „Omne vivum ex ovo“ ausgesprochene Erkenntnis, 2. die Entdeckung der Samenfäden, 3. die Einblicke in den Befruchtungsprozeß durch Vornahme von Experimenten, 4. die Entdeckung der Parthenogenese und 5. die Entdeckung der Regeneration.

Um den Fortschritt zu verstehen, der durch den Satz „Omne vivum ex ovo“ ausgedrückt wird, muß man sich vergegenwärtigen, daß nicht nur in Laienkreisen, sondern auch unter Ärzten und Naturforschern Jahrhunderte lang die Meinung herrschend war, es könnten mancherlei Tiere, wie z. B. Insekten, direkt aus faulenden Substanzen, durch eine Art Gärung, ihren Ursprung nehmen. Von den Eingeweidewürmern zumal ist es sogar noch am Anfang des 19. Jahrhunderts hier und da angenommen worden. Es ist das große Verdienst des Italieners REDI (1668), zuerst die Unhaltbarkeit einer solchen Generatio aequivoca dargetan zu haben. Durch vielfach variierte Experimente wies er nach, daß sich keine Würmer an Fleischstücken, welche in sorgfältig zugeschlossenen Gläsern aufgehoben werden, bilden können, daß sie vielmehr aus Eiern entstehen, die von verschiedenen Fliegenarten auf das Fleisch als einen günstigen Nährboden abgelegt werden. Zu noch allgemeinerer Geltung wurde die Ansicht REDIS durch HARVEY gebracht: in seiner schon genannten Abhandlung (1651) über die Erzeugung der Tiere suchte er zu beweisen: „ovum esse primordium commune omnibus animalibus“, ein Satz, welcher in dem Schlagwort: „omne vivum ex ovo“ von epochemachender Bedeutung geworden ist.

Freilich hat HARVEY, wie seinerzeit alle Physiologen, nicht angeben können, wie das Ei der Säugetiere und des Menschen vor der Befruchtung und in den ersten Wochen nach ihr aussieht und wo es im weiblichen Körper seinen Ursprung nimmt. Von den alten Anatomen wurden die Eierstöcke für männliche Hoden (testes muliebres)

gehalten, welche einen Saft abscheiden sollten. Den Weg zu einer richtigeren Auffassung haben erst HORNE, STENSON und besonders REGNIER DE GRAAF (1641—1673) angebahnt. Sie lenkten die Aufmerksamkeit auf die in der Rinde des Eierstocks liegenden Bläschen, deren flüssiger Inhalt beim Kochen zu einer weißen, festen Masse gerinnt; sie erklärten sie für die wirklichen Eier; STENSON führte daher auch für die testes muliebres den Namen Ovarium ein. Das Hauptverdienst aber in der Frage kommt REGNIER DE GRAAF zu. Ihm zu Ehren haben denn auch die Eifollikel der Säugetiere mit Recht den Namen der GRAAFschen Bläschen erhalten.

Durch eine Reihe sehr sorgfältiger Beobachtungen, die an Kaninchen angestellt wurden, weist REGNIER DE GRAAF nach, daß einige Stunden und Tage nach der Begattung an den Eierstöcken Veränderungen eintreten, indem eine Anzahl Bläschen geplatzt sind und durch eine kleine Öffnung, in welche er mit einer Schweinsborste eindringen konnte, ihren Inhalt entleert haben. 72 Stunden nach der Befruchtung gelang es ihm auch, in den Hörnern der Gebärmutter eine Anzahl Eier aufzufinden, welche Bläschen waren und eine Flüssigkeit enthielten, die beim Kochen wie Eiweiß gerann. Da sie somit nach ihrer Beschaffenheit den Follikeln im Ovarium ähnlich waren, schloß er auf die Einatur der letzteren. Als wichtigen Beweis hierfür machte er auch die Beobachtung geltend, daß bei den getöteten Kaninchen die in den Uterushörnern aufgefundenen Eier mit der Anzahl der entleerten Follikel des Ovarium übereinstimmten. Zwar ließ sich hiergegen die auffällige Erscheinung geltend machen, daß die reifen Follikel im Ovarium etwa 10mal größer waren als die entleerten und in der Gebärmutter erst nach 72 Stunden wieder aufgefundenen Eier. Doch sucht R. DE GRAAF diesen Widerspruch durch die Annahme abzuschwächen, daß von der Hülle der Follikel außer dem Ei noch eine zweite Substanz eingeschlossen werde, welche die Grundlage für den sich in der Folge entwickelnden gelben Körper bilde. Ferner stellte DE GRAAF fest, daß vom 5. Tage an die Eier in der Gebärmutter sehr rasch größer werden, daß sie vom 8. Tage an sich von der Uteruswand nicht mehr, ohne zu zerreißen, ablösen lassen, daß am 10. Tage zuerst eine schleimige Partie, einem „Würmlein ähnlich", im Inhalt der Eiblase wahrzunehmen ist. „Es sei zu verwundern", bemerkt er, „wie viele Flüssigkeit die Eier in so kurzer Zeit einsaugen."

Die GRAAFschen Entdeckungen wurden zwar von den meisten Anatomen seiner Zeit angenommen, stießen aber auch von einigen Seiten auf Widerspruch, da zwei Lücken in den Beobachtungen bestanden, erstens hinsichtlich der verschiedenen Größe der Bläschen im Eierstock und in den Uterushörnern, und zweitens hinsichtlich des Verbleibes der Eier in den ersten 3 Tagen nach der Befruchtung, wo sie weder in dem geplatzten Follikel noch in den Eileitern aufgefunden werden konnten.

So blieb in der Lehre vom Ei der Säugetiere noch mehr als ein dunkler Punkt. Aufgeklärt wurde der wahre Sachverhalt auch erst im 19. Jahrhundert, als CARL ERNST v. BAER (1827) nachwies, daß nicht das GRAAFsche Bläschen selbst das Säugetierei ist, sondern eine außerordentlich viel kleinere Zelle, welche in dem Follikelepithel seiner Wand eingebettet ist.

Neben der Erkenntnis von der Bedeutung des Eies ist das zweite große Ereignis die Entdeckung der Samenfäden oder der Samenwürmchen, wie sie häufig genannt wurden.

Sie geschah im Jahre 1677 durch den Holländer ANT. VAN LEEUWENHOEK. Dieser war durch den Studenten HAM auf kleine, bewegliche Körperchen in der Samenflüssigkeit eines an Gonorrhöe leidenden Mannes, die er mit der Lupe untersucht hatte, aufmerksam gemacht worden. Er verfolgte die Sache weiter, fand die Samenwürmchen bald auch im Samen eines Hundes und eines Kaninchens und teilte seine Beobachtungen der Akademie in London in einem von Abbildungen begleiteten Schreiben mit. In den nächsten Jahren gelang ihm auch der Nachweis bei vielen anderen Tieren, wie Vögeln, Fischen, Fröschen, Insekten.

LEEUWENHOEKS Beobachtungen, die naturgemäß das größte Aufsehen erregten, wurden leicht bestätigt; über ihre Bedeutung aber entstand zwischen den Anatomen ein mehr als 100 Jahre nicht zu schlichtender Streit. Während der Entdecker selbst die später noch ausführlicher zu besprechende Hypothese aufstellte, daß die Samenfäden die präformierten Keime der Tiere seien, erklärten andere Forscher sie für kleinste parasitische Geschöpfe, welche die Samenflüssigkeit, Infusorien vergleichbar, bevölkern. Man wies dabei auf das Vorkommen von kleinsten Lebewesen auch in anderen tierischen Säften hin, auf die Infusorien im Schleim der weiblichen Vagina oder im Mastdarme des Frosches. VALISNERI wollte sogar ihren Nutzen darin erblicken, daß sie durch ihre Bewegungen das Gerinnen der Samenflüssigkeit verhindern. Noch in JOH. MÜLLERS Physiologie heißt es: „Ob die Samentierchen parasitische Tiere oder belebte Urteilchen des Tieres, in welchem sie vorkommen, sind, läßt sich für jetzt noch nicht mit Sicherheit beantworten."

Zur Entscheidung dieses Streites trugen auch die Experimente nicht bei, welche von dem Abt SPALLANZANI über den Befruchtungsprozeß angestellt worden sind, und welche zu den an dritter Stelle aufgeführten wichtigen Leistungen gehören, zu deren Besprechung ich jetzt übergehe. Nachdem schon MALPIGHI ohne Erfolg den Versuch gemacht hatte, aus dem Ovarium genommene Eier des Seidenspinners mit dem Samen des Männchens zu befruchten und so willkürlich zur Entwicklung anzuregen, hat SPALLANZANI, durch seinen Freund BONNET angeregt, die künstliche Befruchtung 1780 erfolgreich als embryologische Methode ausgebildet. Die künstliche Befruchtung gelang ihm bei mehreren Amphibien. So entnahm er die Eier einem in Paarung begriffenen Froschweibchen, bestrich sie mit dem Samen, der aus den Samenblasen des Männchens entleert wurde, und brachte sie darauf in ein Gefäß mit Wasser. Er beobachtete an einem Teil der so künstlich befruchteten Eier das Ausschlüpfen der Kaulquappen, während in Kontrollversuchen andere Eier, die nicht mit Samen befruchtet worden waren, in derselben Zeit unentwickelt geblieben waren. Durch den Erfolg ermutigt, versuchte SPALLANZANI seine Methode auch bei Tieren, die ihre Jungen lebendig gebären, zur Anwendung zu bringen. Er hielt eine Hündin mehrere Wochen in einem Zimmer streng abgeschlossen, und als er Anzeichen der Brunst bei ihr wahrnahm, spritzte er ihr 19 Gran Samen eines Hundes durch den inneren Muttermund in die Gebärmutter ein; sie wurde noch einige Wochen weiter in Haft gehalten, bis sich die Trächtigkeit genau feststellen ließ. 62 Tage nach der künstlichen Befruchtung warf sie drei Junge.

SPALLANZANI bemühte sich auch, durch Vermischung von Samen und Eiern verschiedener Amphibienarten Bastarde zu züchten, erzielte

aber keinen Erfolg. Dagegen bewies er durch zahlreiche, vielfach variierte Experimente, daß das befruchtende Prinzip im Samen nicht, wie allgemein angenommen wurde, eine Aura seminalis, sondern seine festen Teile seien. Denn ein sehr kleines Tröpfchen eines mit Wasser sehr stark verdünnten Samens befruchtete noch ein damit betupftes Ei; ferner verliert besamtes Wasser beim Filtrieren durch mehrfach zusammengelegtes Löschpapier seine befruchtende Kraft, während der Filterrückstand, in Wasser ausgepreßt, auf die Eier noch einwirkt.

Eine weitere wichtige Errungenschaft des 18. Jahrhunderts auf dem Gebiete der Zeugungslehre ist die Entdeckung der Parthenogenese und des mit ihr verbundenen Generationswechsels bei den Blattläusen.

Der Genfer Philosoph und Naturforscher CHARLES BONNET isolierte eine Blattlaus sofort nach ihrer Geburt auf das sorgfältigste und stellte fest, daß sie, ohne je mit einem Männchen in Berührung gekommen zu sein, trotzdem öfters hintereinander lebendige Junge zur Welt brachte. Da auf seine briefliche Mitteilung an RÉAUMUR die Pariser Akademie noch gewisse Bedenken äußerte gegen „eine Entdeckung, welche einem allgemeinen und durch alle bisherigen Erfahrungen einmütig bestätigten Gesetz geradezu entgegen wäre", wiederholte BONNET seine Experimente, und um den Einwand zu begegnen, daß eine früher stattgehabte Begattung noch auf mehrere spätere Geschlechter nachwirken könne, züchtete er Blattläuse als Einsiedler unter allen Kautelen bis zum 10. Geschlecht. Denn „es wäre", so bemerkt er hierzu, „doch ein kaum zu begreifendes Wunder, daß Urenkel von ihrem Urgroßältervater oder nur von ihrem Urgroßvater befruchtet sein sollten". Bei diesen mühsamen Untersuchungen entdeckte BONNET gleichzeitig auch den Generationswechsel der Blattläuse; er wies nach, daß, während die Weibchen in der warmen Jahreszeit, ohne befruchtet zu werden, oftmals hintereinander lebendige Junge gebären, sie bei Beginn der kälteren Jahreszeit „Wintereier" legen, aus denen erst im Frühjahr Junge auskriechen; auch stellte er außerdem noch fest, daß die Wintereier befruchtet werden, indem im Herbst kleinere Blattlausmännchen auftreten, von welchen die Weibchen vor dem Eierlegen begattet werden.

Fünftens endlich ist als eine der bemerkenswerten Leistungen des 18. Jahrhunderts noch die Begründung der Lehre von der Regeneration zu nennen. Um sie haben sich besonders RÉAUMUR, TREMBLEY und BONNET in ausgezeichneten Experimentaluntersuchungen verdient gemacht. 1712 berichtet RÉAUMUR (1683—1757), daß vom Krebs abgeschnittene Beine und Scheren nach einiger Zeit wieder wachsen, und daß diese Neuerzeugung sich immer wiederhole, so oft man das regenerierte Bein abermals durch einen Scherenschnitt entferne. Er knüpft hieran theoretische Betrachtungen, die, obwohl auf dem Boden der Evolutionstheorie stehend, doch, wenn man in ihnen das Wort Keim oder Anlage setzt, Äußerungen ähnlich sind, wie sie auch in unserer Zeit getan worden sind.

Noch größeres Aufsehen erregten die 1744 veröffentlichten vortrefflichen Untersuchungen von TREMBLEY über die Naturgeschichte der Süßwasserpolypen. Die hier in reicher Fülle mitgeteilten, nach allen Richtungen ausgeführten Experimente sind so genau und erschöpfend, daß sie nur in wenigen Punkten von den zahlreichen Forschern, die später das gleiche Thema behandelt haben, erweitert oder berichtigt

worden sind. Hier wurde zum ersten Male an einem niederen Tiere das wunderbare Vermögen nachgewiesen, jeden in Verlust gekommenen Körperteil in genau entsprechender zweckmäßiger Weise wieder herzustellen. Wie das Kopfende nach Entfernung desselben mit allen Tentakeln vom Fußende wiederum erzeugt wird, so auch umgekehrt. Wenn beide Enden abgetrennt werden, so regeneriert das zurückgebliebene Mittelstück an den entsprechenden Wundflächen einen neuen Kopf und einen neuen Fuß. Beide Hälften eines der Länge nach halbierten Polypen werden bald durch Ergänzung des Fehlenden zu zwei neuen vollständigen Tieren; ja sogar kleine Stückchen eines vierfach zerteilten Polypen können ein jedes wieder nach einiger Zeit ein Ganzes herstellen.

BONNET hat nicht nur die Experimente an Hydra bestätigt, sondern sie auch auf noch höher organisierte Tiere, wie Regenwürmer, ausgedehnt, bei denen er ebenfalls feststellen konnte, daß ein abgeschnittenes Schwanz- oder Kopfende nach längerer Zeit, besonders in dem letzteren Falle, wieder ergänzt wird.

Um das Bild von den wissenschaftlichen Leistungen des 16. bis 18. Jahrhunderts auf dem Gebiet der Entwicklungslehre abzuschließen, muß jetzt noch auf eine große Streitfrage näher eingegangen werden, welche die Naturforscher bei ihren entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen auf das lebhafteste beschäftigt hat, ich meine die Frage: was ist das Wesen des organischen Entwicklungsprozesses, wodurch wird es möglich, daß aus einer winzigen Substanzmenge, aus einem Pflanzensamen, aus einem tierischen Ei oder aus einem Samenfaden wieder ein hoch zusammengesetzter Organismus genau der gleichen Art entsteht? was ist der Keim von Anfang an und wie bildet er sich zum ausgewachsenen Geschöpf um? Die zur Beantwortung derartiger Fragen aufgestellten Theorien lassen sich in zwei Hauptgruppen anordnen, 1. in die Theorien der Präformation oder Evolution, und 2. in die Theorien der Epigenesis und des Panspermatismus.

1. Die Theorien der Präformation oder Evolution

beherrschten das 17. und 18. Jahrhundert. SWAMMERDAM und MALPIGHI, LEEUWENHOEK, SPALLANZANI und VALISNERI, BONNET, RÉAUMUR und HALLER, desgleichen die Philosophen MALEBRANCHE und LEIBNIZ sind überzeugte Evolutionisten. Durch strenge Beobachtung der Naturerscheinungen und durch logische Schlüsse glaubten sie notgedrungen zu der Annahme gezwungen zu werden, daß im Ei oder im Samenfaden, als dieser später entdeckt wurde, das ausgewachsene Geschöpf gewissermaßen schon als eine Art von unendlich kleinem Miniaturbild angelegt und in Hüllen eingeschlossen sei, die allmählich durchbrochen und abgeworfen werden. Das Werden eines Geschöpfes erklärten sie daher als eine Art Wachstum und nannten es eine Evolution oder eine Entwicklung im Hinblick auf die Falten, in denen die wachsenden Teile sich durch Sprengung einschließender Hüllen entfalten. Ein Paradigma bot die Entstehung einer Phanerogamenblüte aus einer Knospe oder die Entwicklung eines Insekts aus seiner Puppe. SWAMMERDAM hat wohl am meisten durch seine Untersuchungen über Insektenentwicklung den Grund zu solchen Vorstellungen gelegt. [illegible] ausgeführten Zergliederungen hat er mehr [illegible] als auf alle

Glieder des Schmetterlings, der Fliege oder eines anderen Insekts schon in der Puppe vorhanden sind. Nichts hat damals mehr die Verwunderung seiner Zeitgenossen erregt, als wenn SWAMMERDAM vor ihnen, wie es einmal auch vor dem Großherzog von Toscana geschah, zeigte, wie ein Schmetterling mit seinen zusammengerollten und verwickelten Teilen in einer Puppe steckt, indem er ihm „mit unglaublicher Geschicklichkeit und mit unbegreiflich feinen Werkzeugen" — so erzählt uns BOERHAVE — „seine Hülle abnahm, so daß das Verborgene offenbar ward."

Seine beim Studium der Raupen und Puppen gemachten Wahrnehmungen übertrug SWAMMERDAM dann weiter auch auf das Ei und veranlaßte ihn zu der Bemerkung: es verdienten die Eier keine Eier, sondern Eierpüppchen genannt zu werden, derweil die Tierchen in Gestalt eines Püppchens darin stecken; und es sollte das sogenannte Ei, das das Tierchen umgibt, besser seine Haut oder Schale heißen. SWAMMERDAM wandte sich gegen die Lehre, daß ein Geschöpf sich durch „Metamorphose" in ein Geschöpf ganz anderer Art umwandeln könne, und stellte dagegen die richtige Behauptung auf, daß Ei, Raupe, Puppe und Insekt nur verschiedene Entwicklungszustände einer und derselben Tierart sind.

In derselben Weise schloß SPALLANZANI bei der Untersuchung der Froschentwicklung: weil der Frosch aus der Kaulquappe entsteht und diese wieder kontinuierlich aus dem Ei hervorgeht, muß das befruchtete Ei selbst schon ein kleines Fröschchen sein; und da ferner das befruchtete Ei genau so wie das unbefruchtete aussieht, dieses aber schon im Eierstock eingeschlossen ist, so müssen auch schon „die Embryonen der Frösche in ihrer Mutter lange Zeit, ehe sie befruchtet wurden, vorhanden sein."

Wie SWAMMERDAM und SPALLANZANI, so glaubten überhaupt die alten Evolutionisten, von gleichen Ideengängen geleitet, durch die Beobachtung der Natur selbst zu der Annahme gezwungen zu sein, daß jeder organisierte Körper schon vor der Befruchtung präexistiere, was in gewissem Sinne ja auch vollkommen wahr ist, und daß die Befruchtung nichts weiter tut, als daß sie „dem vorher schon im Samenkorn oder im Ei im kleinen abgezeichneten, organisierten Ganzen die Entwicklung verschaffe."

Im übrigen verhehlten sich auch überzeugte Evolutionisten, wie BONNET, HALLER u. a., die ungeheueren Schwierigkeiten nicht, auf welche die Durchführung der Theorie nach vielen Richtungen stieß. So blieb ihnen keineswegs verborgen, daß die embryonalen Organe vielfach ein ganz anderes Aussehen und eine andere Beschaffenheit haben als im ausgebildeten Zustand, und daß das Ei selbst aus einer flüssig-weichen, anscheinend unorganisierten Substanz zu bestehen scheine. Doch machten sie gegen Einwände, die hieraus geschöpft wurden, nicht ohne eine gewisse Berechtigung geltend, daß die Teile je kleiner um so zarter, weicher und schwieriger voneinander unterscheidbar werden. Sie konnten sich, wie HALLER tut, darauf berufen, daß, während bei den meisten Insekten in der Puppe das deutlich ausgebildete Insekt steckt, in anderen Fällen, wie bei den Fliegen und Ameisen, nach den Untersuchungen von SWAMMERDAM „die Struktur offenbar in einem Brei begraben" liegt. Und doch sei der Bau auch hier organisch, wenn auch demjenigen, der die Sache nur so obenhin ansehe, alles weich und flüssig vorkäme; und ebenso sei in der Puppe

der Ameisen schon eine wirkliche Ameise, obschon ihr Körper nur aus Milch und Flüssigkeit zu bestehen scheine.

Ferner hatte man auch erkannt, daß während der Entwicklung sich die Organe wie in ihrer Konsistenz so auch in Form und gegenseitiger Anordnung verändern können.

„Es kommt mir höchst wahrscheinlich vor", bemerkt HALLER, von seinen Untersuchungen am Hühnerembryo ausgehend, „daß die wesentlichen Teile der Frucht schon längst, aber nicht als solche, wie sie bei großen Tieren erscheinen, gebildet sind. Gewisse und vorher dazu bereitete Ursachen beschleunigen das Wachstum in einigen dieser Teile, in anderen hindern sie solches. Indem sie nun die Lage verändern, indem sie die sonst durchsichtigen Werkzeuge sichtbar machen und den Fluidis und der schleimigen Materie eine Festigkeit geben, so bilden sie zuletzt ein Tier, welches aber von dem Embryo sehr verschieden ist, ein Tier, worin indessen kein einziger Teil ist, der nicht wesentlich schon im Embryo gewesen wäre." „Das Hühnchen im Ei ist vom vollkommenen Huhn nicht weniger verschieden als die Raupe vom Schmetterlinge."

Noch bestimmter spricht sich BONNET dahin aus, daß „man sich nicht vorstellen müsse, als wenn alle Teile eines organisierten Körpers im Keime ebenso genau im kleinen befindlich wären, als wie sie in dem entwickelten Ganzen im großen erscheinen". Nach den neuen Entdeckungen am Hühnerembryo hält er es für bewiesen, „daß alle, sowohl äußerlichen als innerlichen Teile im Keime ganz andere Gestalten, Proportionen, Festigkeit und Ordnung haben als nachher, wenn der Trieb der Säfte und die Auswicklung (Evolution) ihre natürlichen Wirkungen geäußert haben". So kommt denn BONNET sogar zu einer so allgemein gehaltenen Fassung des Keimbegriffs, daß er auch für unsere heutigen Vorstellungen wohl anwendbar wäre. Denn unter Keim versteht er „eine jegliche Vorherordnung, jegliche Vorherbildung der Teile, die durch sich selbst vermögend ist, das Dasein einer Pflanze oder eines Tieres zu bestimmen". Den Keim nennt BONNET daher auch „einen Grundriß und ein Modell von dem organisierten Körper", insofern er „schon wirklich im kleinen alle wesentlichen Teile der Pflanze oder des Tieres in sich enthält, das er vorstellt".

An einer Organisation des Keimes, in welcher gleichsam schon das spätere Geschöpf in irgendeiner Weise vorgezeichnet sei (Prädelineation), glaubten die Evolutionisten, auch wenn im Ei keine Spur davon zu sehen sei, vor allem Dingen deswegen entschieden festhalten zu müssen, weil sie es philosophisch für undenkbar hielten, daß eine Naturkraft aus einer ungeordneten „rohen" Stoffmenge nach einfach mechanischen Prinzipien Knochen, Muskeln, Eingeweide und Gefäße bilden und noch dazu alle diese Dinge in einer gewissen Ordnung zweckmäßig untereinander verbinden könne. Diejenigen, welche solchen Hypothesen Gehör geben wollen, glaubt HALLER einzig und allein an das Auge erinnern und ihnen die Frage vorlegen zu sollen: „Wie könnte das Auge vermittelst einer ausdehnenden Kraft dergestalt gebaut und zu Membranen werden, die aufeinander folgen, die alle anders gewebt sind, daß das Licht von den durchsichtigen Teilen, welche allenthalben mit anderen sehr undurchsichtigen Teilen umgeben und eingefaßt sind, aufgefangen werden kann, deren Bau so genau berechnet ist, daß in Millionen Menschen und in Millionen Tieren die Strahlen

eines Lichtpinsels von allen Seiten auf die Netzhaut vereinigt auffallen können?"

Wenn die alten Evolutionisten Beobachtungen und Vernunftgründe, wie ich gezeigt habe, bei dem damaligen Stande der Naturerkenntnis zugunsten ihrer Ansicht anführen konnten, so sahen sie sich doch bei weiterem logischen Ausbau ihrer Theorie in einem Punkte vor eine geradezu ungeheure Schwierigkeit gestellt. Denn jede Pflanzen- und jede Tierart besteht ja aus einer unendlichen Folge sich aneinanderschließender Generationen, von denen immer die eine die nächstfolgende hervorbringt. Wenn nun bei dieser Sukzession keine Neuerzeugung der jüngeren Generation in der älteren stattfindet, sondern jene bereits fertig in dieser als Miniaturgeschöpf eingeschlossen ist, so bleibt nichts anderes als die Annahme übrig, daß überhaupt alle Geschöpfe, die einst gelebt haben und noch leben werden, in einem ersten Geschöpf der entsprechenden Art durch einen allmächtigen Schöpfer am Anfang aller Dinge geschaffen sein müssen. Die Präformationstheorie führte so ganz konsequenterweise zur „Einschachtelungslehre" (emboitement). Dieselbe ist eine zwar streng logisch entwickelte, aber trotzdem absolut unverständliche und törichte Hypothese, auf welche das Wort des Dichters zutrifft: „ist dies schon Tollheit, hat es doch Methode." Denn in der Ausbildung der „Einschachtelungslehre" ist man sogar so weit gegangen, zu berechnen, wie viele Menscheneier im Eierstock der Stammmutter Eva zum mindesten eingeschachtelt gewesen sind, wobei man auf die Zahl von 200 000 Millionen kam.

Wie His anführt, ist wohl zum ersten Male die Einschachtelungslehre in voller Konsequenz von dem Philosophen Malebranche aufgestellt worden. In seinem vielgelesenen Buch: „Recherche de la vérité", welches in zahlreichen Auflagen seinerzeit erschienen ist, führt Malebranche aus, daß unsere Sinne beschränkt und unsere Begriffe von Größe und Ausdehnung nur relativ sind, daß, wenn die Milbe im Verhältnis zu uns als ein unendlich kleines Tier erscheine, es doch tausendmal kleinere Tiere als die Milbe gebe, die uns sogar die Erfahrung schon kennen gelehrt habe; daher denn auch kein Grund vorhanden sei, daß diese dann die kleinsten von allen seien. Denn die Materie sei ins Unendliche teilbar, und so könne es auch unendlich kleine Tiere geben, obwohl vor diesem Gedanken unsere Einbildung erschrecke.

Aus diesen Grundsätzen macht dann Malebranche sofort die Nutzanwendung auf die Entwicklung der Pflanzen und der Tiere. Auf Malpighi und Swammerdam hinweisend, die in dem Tulpenkeim schon ein ganzes Tülpchen, im Hühnerei ein Hühnchen und im Froschei ein Fröschchen entdeckt hätten, fügt er hinzu, daß der Verstand bei dem, was die Augen sehen, nicht Halt machen müsse. „Car la vue de l'esprit a bien plus d'étendue que la vue du corps. Nous devons donc penser outre cela, que tous les corps des hommes et des animaux qui naitront jusqu'à la consommation des siècles, ont peut-être été produits dès la création du monde; je veux dire que les femelles des premiers animaux ont peut-être été crées avec tous ceux de la même espèce qu'ils ont engendré et qui doivent s'engendrer dans la suite des temps."

Eine große Schwierigkeit entstand der Präformationstheorie, als Leeuwenhoek in der Samenflüssigkeit zahlreicher von ihm untersuchter Tiere die Samenfäden auffand. Denn da bei der Entstehung eines neuen Geschöpfes gewöhnlich das männliche Geschlecht ebenso

gut beteiligt ist, wie das weibliche, so lag es jetzt nahe, die Streitfrage aufzuwerfen, ob die Eier, wie man früher allgemein angenommen hatte, oder die neuentdeckten Samenwürmchen die präformierten Keime seien. Haben diese doch den Vorzug für sich, daß sie beweglich und in ihrer gestreckten Form tierähnlicher sind, als die kugeligen und unbeweglichen Eier. In weiterer Verfolgung seiner Studien über die Zusammensetzung der Samenflüssigkeit zögerte denn auch LEEUWENHOEK nicht, diese Hypothese in seinen an die Londoner Akademie gerichteten Briefen offen auszusprechen; auch glückte es ihm, durch mikroskopische Untersuchungen bei Hunden und Kaninchen entgegen den Angaben von HARVEY festzustellen, daß bei einer Begattung die Samenfäden in die Höhle der Gebärmutter hineindringen und von hier sogar in die Eileiter und bis zur Tubenöffnung gelangen. In der Mutter sollten sie dann einen geeigneten Ort, gleichsam ein Nest für ihre weitere Entwicklung finden. Bei den eierlegenden Tieren aber, bei Vögeln, Amphibien, Fischen, Insekten usw. sollten die Eier nur die Bedeutung haben, den günstigen Nährboden für die Samenfäden, die eigentlichen Keime, zu liefern. In jedes Ei, so glaubte LEEUWENHOEK annehmen zu müssen, dringe je ein Samenfaden ein und ernähre sich hier auf Kosten der Dottermasse; er war daher auch bemüht, im Inhalt kleiner Eier den eingedrungenen Samenfaden aufzufinden; doch wollte ihm dies mit seinen Vergrößerungen in keinem Falle gelingen.



Fig. 2. Schema eines menschlichen Samenfadens nach HARTSOEKER.



Fig. 3. Ein menschlicher Samenfaden nach der Häutung nach DALENPATIUS.

Auch die Ansicht von LEEUWENHOEK fand bald ihre Anhänger. Man verglich die Samenfäden mit den Kaulquappen und ließ sie wie diese allmählich wachsen und sich verwandeln. Der Holländer HARTSOEKER gab zu LEEUWENHOEKS Hypothese eine charakteristische Illustration (Fig. 2), indem er in den Kopfteil eines menschlichen Samenfadens eine kleine, menschenartige Figur mit zusammengeschlagenen Armen und Beinen, von einer dünnen Hülle eingeschlossen, einzeichnete. Ein sonst unbekannter Schriftsteller, DALENPATIUS, verstieg sich sogar zu der kühnen Behauptung, die Häutung eines Samenwurmes unter dem Mikroskop gesehen zu haben; er lieferte eine Abbildung (Fig. 3) eines so frisch gehäuteten Menschleins, an welchem er den noch von der Hülle bedeckten Kopf, Brust, Arme und Beine darstellte.

Wo lag nun die Wahrheit? Bei der Lehre, daß das Ei, oder bei der damit zunächst unverträglichen Lehre, daß der Samenfaden der präformierte Keim sei? Darüber wurde jahrhundertelang viel hin und her gestritten. Es entstanden die beiden Schulen der Ovisten und der Animalkulisten. Während unter den ersteren Forscher, wie SWAMMERDAM, MALPIGHI, HARVEY, SPALLANZANI, VALLISNERIUS,

Bonnet, Haller u. a. aufzuführen sind, finden wir in der Reihe der letzteren neben dem Begründer der Lehre, Leeuwenhoek, den großen Philosophen Leibniz, ferner Boerhave, Lieutaud, Lancisius u. a. Der Streit schien zugunsten der Ovisten entschieden, als Bonnet die Jungfernzeugung der Blattläuse entdeckte und nachwies, daß die Eier, die niemals den Einfluß des männlichen Samens erfahren haben, sich trotzdem zu Blattläusen entwickeln. Haller erblickte hierin eine der mächtigsten Stützen für die Ovisten. Die Samenfäden wurden von jetzt an meist für parasitische Gebilde der Samenflüssigkeit, den Infusorien vergleichbar, gehalten, und es hat noch bis zum Jahre 1874, in welchem ich das Wesen des Befruchtungsvorganges am Ei des Seeigels ermittelte, also bis in die zweite Hälfte des 19. Jahrhunderts gedauert, ehe der wirkliche Sachverhalt, daß Ei- und Samenzelle als gleichwertige Elemente am Zeugungsakt beteiligt sind, festgestellt und damit die Streitfrage der Ovisten und der Animalkulisten zum Abschluß gebracht wurde.

2. Die Theorien der Epigenesis und des Panspermatismus.

Die im vorigen Abschnitt geschilderten Theorien der Evolution harmonierten nicht nur am besten mit dem Tatsachenmaterial, über das die Naturforscher zur Zeit von Swammerdam und Haller geboten, sondern fügten sich auch am leichtesten einer doch von christlichen Dogmen stark beeinflußten Ideenwelt ein. Sie waren daher während dreier Jahrhunderte die herrschenden in der Wissenschaft, mochten nun die Eier oder die Samenfäden als die präformierten Keime angesehen werden. Gleichwohl fehlte es auch nicht an vereinzelten Forschern, welche die schwachen Punkte der Evolutionslehre erkannten und sich daher andere Vorstellungen von der Entstehung der Organismen zu bilden suchten. Unter ihnen sind die bedeutendsten der berühmte Buffon, der Naturphilospoh Oken, namentlich aber der als scharf beobachtender und klar denkender Forscher gleich ausgezeichnete Caspar Friedrich Wolff.

Buffon (1707—1788) hat in seiner Naturgeschichte, welche durch ihre gefällige, interessante Darstellung noch heute den Leser fesselt, eine originelle Theorie des Panspermatismus entwickelt. Er erblickt in der Annahme der Einschachtelungslehre nicht nur ein Geständnis, daß man die Entstehung eines Organismus nicht begreifen könne, sondern auch zugleich einen Verzicht auf den Willen, sie zu begreifen. So versucht er denn selbst einen neuen Weg der Erklärung ausfindig zu machen. Aus der Tatsache, daß fast an jeder Stelle eines Baumes eine Knospe sich bilden kann, die, abgelöst von ihnen, wieder einen Baum liefert, und ebenso aus der Tatsache, daß aus einem in viele Stücke zerschnittenen Polypen ein jedes Stückchen sich wieder zu einem Polypen gestaltet, zieht er den wichtigen Schluß (in dem man eine auf theoretischem Wege erfaßte Konzeption der Zellentheorie erblicken kann), daß eine Pflanze und ein Tier als eine Vereinigung zahlloser kleiner Individuen derselben Art aufgefaßt werden muß. In diesem Sinne läßt er die Ulme aus vielen Ulmen, die Hydra aus vielen Hydren zusammengesetzt sein.

Eine scharfe Grenze zieht Buffon zwischen der unorganischen Natur und der Welt der Organismen. Als die Grundlage der letzteren nimmt er kleine, organische, lebende Einheiten an, gewissermaßen

Urteilchen der organischen Welt; er hält sie gleich der unorganischen Materie für unzerstörbar und unveränderlich. Aus ihnen bauen sich alle lebenden Wesen auf und zerfallen bei ihrem Tode wieder in sie. BUFFON nennt sie daher eine „matière productive et organique". Er läßt sie überall in Wasser, Erde und Luft verbreitet sein und eine unerschöpfliche Quelle für die Entstehung neuer Pflanzen -und Tiergenerationen bilden.

Einen Beweis für seine Ansicht findet er in den Untersuchungen des englischen Naturforschers NEEDHAM, welcher durch Experimente gefunden zu haben glaubte, daß die in Aufgüssen oder bei der Fäulnis organischer Substanzen auftretenden Infusorien nicht aus Eiern, sondern aus dem direkten Zerfall pflanzlicher und tierischer Teile entstehen. BUFFON spricht sich hierbei nicht ganz bestimmt darüber aus, ob die Infusorien schon selbst die letzten unzerstörbaren Urteilchen der belebten Materie, oder vielmehr die ersten Vereinigungen von solchen sind.

Gleich den Infusorien rechnet BUFFON auch die Samentierchen zu der belebten Urmaterie; indem er sie nur wenig organisiert sein läßt, bekämpft er die Lehre der Animalkulisten: „Pour le dire plus clairement, ces prétendus animaux ne sont que les parties organiques vivantes, dont nous avons parlé, qui sont communs aux animaux et aux végétaux, ou tout au plus, ils ne sont que la première réunion de ces parties organiques."

Durch welche Kraft, läßt sich nun weiter fragen, werden die in der Natur überall verbreiteten organischen Urteilchen, in welche Pflanzen und Tiere schließlich zerfallen, fortwährend zu neuen Pflanzen und Tieren wieder verbunden? — Hier hilft sich BUFFON mit der Hypothese eines beständig vor sich gehenden Kreislaufes der organischen Urteilchen. Pflanzen und Tiere nehmen sie als Nahrung in sich auf, jene mit ihren Wurzeln aus dem Boden, diese, indem sie entweder Pflanzen oder Tiere verzehren, welche beim Verdauungsprozeß im Darmkanal sich wieder in die unzerstörbaren organischen Moleküle auflösen. Ihr Wachstum findet dadurch statt, daß die verschiedenen Organe aus dem aufgenommenen Nahrungsmaterial sich diejenigen Teilchen assimilieren, die ihnen verwandt sind, die übrigen dagegen abstoßen.

Aus demselben Prinzip wird dann auch die Fortpflanzung erklärt. Sie erfolgt aus dem Überschuß der Urteilchen, der beim Wachstum keine Verwendung mehr findet. Daher sind Ernährung, Wachstum und Zeugung die Wirkungen ein und derselben Ursache. Die überschüssigen Urteilchen sammeln sich an bestimmten Stellen zu Keimen an und verbinden sich nach ihrer inneren Verwandtschaft. Um zu erklären, daß aus einem solchen Aggregat immer die Pflanzen- und Tierart hervorgeht, in welcher sich der Keim gebildet hat, nimmt BUFFON eine formgebende Kraft an, welche jeder Organismenart innewohnt und vermöge welcher sie die Urteilchen zu einer nur ihr eigentümlichen und ihr entsprechenden Weise vereinigt. Insofern bezeichnet er jede Pflanzen- und Tierart als ein Modell, in dem die aufgenommenen und zur Zeugung verwandten Urteilchen der Art gemäß neu geformt werden. Die Fortpflanzung gestaltet sich einfacher bei Pflanzen und solchen niederen Tieren, wie den Polpyen, bei denen ein Teil dem anderen gleicht, so daß z. B. der Polyp als eine Vielheit von lauter kleinen Polypen aufgefaßt werden konnte. Denn hier enthält jeder Teil die Gesamtheit der Urteilchen, aus denen das Ganze besteht. Dagegen kann bei solchen Tieren, die aus vielen ungleichen Teilen oder verschiedenartigen Organen

aufgebaut sind, nicht mehr jeder Teil das Ganze wieder erzeugen, weil er nicht alle Urteilchen beherbergt. Die Fortpflanzung wird komplizierter, sie geht nur von bestimmten Stellen des Körpers, von den Geschlechtsorganen aus, welche gleichsam besondere Behälter darstellen, in welche von jedem Organ und jedem verschiedenen Teil des Körpers der Überschuß der organischen Moleküle hingeschickt wird. BUFFON entwickelt hier eine Anschauung, welche uns später bei CHARLES DARWIN in seiner Hypothese der Pangenesis wieder entgegentritt.

An BUFFONS Lehre schließt sich OKEN in seiner 1805 veröffentlichten Schrift über Zeugung an. In ihr nennt er die „Panspermie" die älteste, ehrwürdigste Idee in der Geschichte der Naturphilosophie. Pflanzen und Tiere läßt er aus zahlreichen, auf das innigste untereinander verbundenen Infusorien zusammengesetzt sein, derart, daß ihre Individualitäten nur noch eine einzige Individualität bilden. OKEN hat daher auch später auf Grund solcher Aussprüche die Priorität, der Begründer der Zellentheorie zu sein, für sich in Anspruch genommen.

Wie BUFFON ein entschiedener Anhänger der NEEDAMschen Lehre, bestreitet OKEN auf das entschiedenste die Richtigkeit von SPALLANZANIS Experimenten, nach denen die Infusorien aus Sporen oder Eiern, die im Wasser und in der Luft verbreitet sind, ihren Ursprung nehmen; vielmehr läßt er sie ebenfalls direkt aus einem Zerfall pflanzlicher und tierischer Substanzen in ihre Urbestandteile entstehen. In der Gärung und Fäulnis sieht er einen Prozeß, welcher der Zeugung der höheren Organismen entgegengesetzt ist, also eine wahre Entzeugung oder Katagenesis. Da somit die Infusorien die Grundlage für alles Lebendige sind, nennt er sie die Urtiere, die Urstoffe des Organischen, oder die Elemente der organischen Welt, und behauptet von ihnen, daß sie bei der Schöpfung ebenso allgemein und unvertilgbar entstanden seien, wie Erde, Luft und Wasser. Aus ihrer Synthese entstehen zuerst Pflanzen, aus diesen dann die Tiere. Ernährung und Wachstum der Tiere beruht auf dem Zerfall der in den Darm aufgenommenen pflanzlichen und animalischen Nährstoffe in ihre Urtiere (Katagenesis) und auf der Assimilation derselben.

Auf dem gleichen Prinzip beruht die Zeugung bei Pflanzen und bei Tieren. Denn der Zeugungsstoff oder der Samen besteht aus nichts anderem als aus Infusorien, die sich aus dem Körper des Zeugenden wieder ablösen. Die Samenfäden der Tiere und die Pollenkörner der Pflanzen sind also nicht präformierte Keime, sondern Urtiere, aus denen sich durch eine neue Synthese wieder Tiere und Pflanzen derselben Art unter geeigneter Bedingung aufbauen. Bei der geschlechtlichen Zeugung ist eine solche Bedingung, daß die Urtierchen des männlichen Samens sich mit einem weiblichen Bläschen vereinigen. „Dieses liefert zum entstehenden Embryo — so führt OKEN weiter aus — weder einen Keim, noch organische Grundteilchen, noch sonst etwas Materielles, sondern bloß die Form, welche die eintretenden Cercarien (anderer Ausdruck für die Samenfäden) durch die mit den Bläschen erwachsene organische Tätigkeit so miteinander verbindet, daß sie, auch noch durchsichtig, schon den Typus desjenigen Tieres in Miniatur darstellen, zu dessen Gattung sie gehören." Das Bläschen nennt OKEN daher auch schlechthin „die Typus gebende Kraft" und meint von ihr, sie sei dem Bläschen ebenso eigentümlich, wie der Niere die harnbildende „Funktion" oder der Leber die Gallenabsonderung. Die Hypothese von der Typus

bildenden Kraft des Bläschens vertritt bei OKEN die Rolle des Modells in der Lehre von BUFFON.

Dem HARVEYschen Satz „Omne vivum ex ovo" setzt OKEN, da die Infusorien, aus denen sich der Embryo aufbaut, nur im männlichen Samen enthalten sind, die Antithese gegenüber: „Nullum vivum ex ovo". Dagegen wachse der Embryo durch fortdauerndes Absetzen von Infusorien aus dem Blute der Mutter.

Die NEEDHAMschen Infusionsversuche bilden, wie wir gesehen haben, eine der wichtigsten Grundlagen sowohl für BUFFONS, wie für OKENS Zeugungslehre, durch welche die Präformationstheorie ersetzt werden sollte. Daher richteten denn auch die Evolutionisten ihre Angriffe gegen diesen schwachen Punkt der ihnen entgegentretenden Lehre, mit besonderem Erfolg der Abt SPALLANZANI. Durch sehr sorgfältige Experimente, die OKEN mit Unrecht als nicht beweiskräftig hinzustellen versuchte, hat SPALLANZANI schon 1777 die vermeintliche Generatio aequivoca der Infusorien und die NEEDHAMschen Entdeckungen als Irrtümer klar nachgewiesen.

Wichtiger und erfolgreicher als die auf nachweisbaren Irrtümern beruhende, phantastische Hypothese des Panspermatismus wurde die von CASPAR FRIEDRICH WOLFF 1759 zuerst entwickelte Theorie der Epigenesis.

Aus ähnlichen allgemeinen Gesichtspunkten wie BUFFON fühlte sich WOLFF schon als junger Mann von der Präformationstheorie abgestoßen, weil sie seinem Denken keine Befriedigung gewährte. Als Grund seiner Abneigung führt er an, daß es in der ganzen Natur kein einziges Phänomen gebe, welches auch nur einige Ähnlichkeit mit der Evolution habe, wie sie durch die Präformationstheorie für Pflanzen und Tiere angenommen werde. Denn alle anderen Gebilde in der Natur entstünden und vergingen wieder aus natürlichen Ursachen. Daher sei es Aufgabe des Naturforschers, die Kräfte in der Natur zu entdecken und irgendeine mögliche Art einzusehen, wie durch jene Kräfte die organischen Körper gebildet werden.

In vier Schriften hat C. FR. WOLFF den Irrtum der Evolutionisten nachzuweisen und durch seine Theorie der Epigenesis zu ersetzen gesucht. Die erste Schrift: „Theoria generationis" wurde 1759 als Doktordissertation lateinisch veröffentlicht. 5 Jahre später erschien von ihr auch eine etwas veränderte und erweiterte deutsche Ausgabe unter dem Titel „Theorie von der Generation". Auf diese beiden Erstlingsarbeiten, welche die Theorie der Epigenesis schon fertig enthalten, hat WOLFF nach seiner Übersiedelung als Akademiker nach Petersburg 1768 seine an ausgezeichneten Beobachtungen reiche Schrift „De formatione intestinorum", in der er die empirische Grundlage für die Epigenesistheorie zu liefern sucht, und 1789 eine Abhandlung von der eigentümlichen und wesentlichen Kraft der vegetabilischen sowohl als auch der animalischen Substanz veröffentlicht.

Die leitenden Gesichtspunkte zu seiner Theorie hat WOLFF offenbar durch das Studium der Pflanzen gewonnen. Er untersucht an ihnen die Stellen, wo neue Organe sich anlegen (junge Samenknospen, Vegetationskegel, Blattanlagen usw.). Er findet, daß die jüngsten Teile weich und flüssig sind und sich wie klebrichte Säfte in Fäden ausziehen lassen; daß sie ferner wie ein Tropfen Wasser durchsichtig und klar, ohne jede Struktur seien, daß sie durch Weingeist verdichtet, weiß wurden und auch dann „dem besten Mikroskop nichts als eine ebene und polierte

Oberfläche zeigen.“ Da es nun eine wahre Unmöglichkeit sei, daß ein flüssiger Körper zugleich organisch sein könnte, hält er es für „geometrisch bewiesen“, daß am Anfang alle neu sich bildenden Teile nicht organisch seien. Die gleiche Ansicht äußert er für neu sich bildende tierische Organe. „Das Gehirn beim Embryo sei so flüssig wie Wasser.“

In dem Flüssigkeitstropfen erblickt WOLFF eine Absonderung oder ein Sekret eines bereits vorhandenen Organes einer Pflanze oder eines Tieres, ein Sekret, welches aus ihren Gefäßen und Saftbläschen nach außen hervorgetrieben werde, in ähnlicher Weise, wie z. B. die Milch aus der Milchdrüse. Das erste allgemeine Gesetz von der natürlichen Formation organischer Körper lautet daher: „Ein jeder organische Körper oder Teil eines solchen wird erst ohne organische Struktur produziert.“

Die weitere Entwicklung besteht dann darin, daß das zuerst Unorganische organisch gemacht wird. Auch dieser Vorgang ist nach C. WOLFFS Theorie der Epigenese ein höchst einfacher. Einmal vermehrt sich der ausgeschiedene Saft, indem immer neuer nachdrängt; zweitens verändert er sich in seiner Beschaffenheit; denn je länger er ausgeschieden ist, um so zäher, fester und solider wird er. Drittens aber bilden sich in der fester gewordenen Substanz durch den beständig zufließenden neuen Saft, durch welchen sie zugleich ernährt wird, besondere Gefäße aus als Wege für die Saftströmung; auch lagert sich ein Teil des Saftes in Bläschen ab. Auf diese Weise erhalten wir das zweite Gesetz der Epigenese: das, was erst als eine unorganische Ausscheidung produziert war, wird organisch gemacht oder mit Organisation versehen, indem es Bläschen und Gefäße erhält.

Um die hier kurz zusammengefaßten Ideengänge richtig zu verstehen, muß man im Auge behalten, daß WOLFF zumal von tierischer Organisation und Struktur noch sehr primitive, rohe Vorstellungen hatte. Als Beweis diene folgender Satz: „Die Gefäße und Bläschen machen die innere Struktur eines Teiles aus; sie machen den Teil organisch, und ohne sie würde der Teil aufhören, organisch zu sein. Nehmen Sie der Leber oder der Niere alle Gefäße weg, so bleibet weiter nichts als ein Klumpen Materie übrig, die zwar die Eigenschaften der tierischen Substanz haben kann, in der Sie aber so wenig Organisation oder Struktur noch antreffen, als in einem Klumpen Wachs.“ Ebenso hält er die niedersten Pflanzen und Tiere (Polypen, Volvox, Proteus usw.) für nichts anderes als lebende oder vegetierende Materie, nicht aber für organisierte Körper.

Die Entstehung eines tierischen Körpers denkt sich WOLFF etwa so: „Die verschiedenen Teile entstehen alle einer nach dem anderen; sie entstehen alle so, daß immer einer von dem anderen entweder (an der Oberfläche) exzerniert oder deponiert (d. h. im Inneren abgeschieden) wird.“ „Ein jeder Teil ist also allemal erstlich ein Effekt eines anderen vorhergehenden Teiles und wird alsdann wiederum die Ursache anderer folgender Teile. Ein jeder Teil ist im Anfang, wenn er exzerniert oder deponiert wird, unorganisch, und er wird erst organisiert, wenn er schon wieder andere Teile exzerniert hat, und diese Organisation eines Teiles geschiehet entweder durch Gefäße und Bläschen, die in ihm formiert werden, oder durch zusammengesetzte Teile, die innerhalb seiner Substanz deponiert werden. Jene Exkretion des einen Teiles durch den anderen, die ich Vegetation genannt habe, gehet auf solche Art eine Zeit lang

fort, endlich aber hört sie auf, und diejenigen Teile, welche alsdann zuletzt excerniert worden sind, bleiben die letzten und excernieren keine anderen weiter."

Bei dem Versuch, eine Theorie der pflanzlichen und tierischen Entwicklung aufzustellen, geht WOLFF auch auf die sich naturgemäß aufdrängende Frage ein, welche Kräfte bei der Bildung eines Organismus wirksam sind. Zum Zwecke der Erklärung glaubt er „eine den Pflanzen und Tieren eigentümliche und wesentliche Kraft" annehmen zu müssen. Was ist WOLFFS „Vis essentialis"? Darüber hat er sich zwar schon in seinen beiden ersten Schriften, am eingehendsten aber in seiner nur hierüber handelnden Abhandlung aus dem Jahre 1789 ausgesprochen.

Nach der Ansicht von C. F. WOLFF ist die Bildung organischer Körper im allgemeinen den bloßen Naturkräften überlassen, welche den vegetabilischen und tierischen Materien innewohnen; eine Materie dieser Art aber, die mit solcher Kraft versehen ist, wurde von Gott unmittelbar aus dem Nichts geschaffen; sie ist von der Materie der unbelebten Natur mit ihren Kräften verschieden, was WOLFF durch die Wahl des Namens „Vis essentialis" zum Ausdruck gebracht hat.

Kräfte sind nur an ihren Wirkungen zu erkennen. So erkennt man auch das Wesen der Vis essentialis an den Erscheinungen der pflanzlichen und tierischen Nutrition und Vegetation, daher sie auch als Vegetations- oder Nutritionskraft bezeichnet wird. Die Nutrition aber beruht darauf, daß sowohl die festen als flüssigen vegetabilischen und animalischen Substanzen die Eigenschaft haben, die ihnen gleichen Teile anzuziehen, die ungleichen aber abzustoßen. Hierbei findet sowohl eine Anziehung statt zwischen den verschiedenen Teilen der Säfte unter sich selbst, als auch zwischen festen und flüssigen Teilen, insofern sie von gleichartiger Natur sind; umgekehrt stoßen sich verschiedene flüssige Teile oder feste und flüssige Substanzen voneinander ab, wenn sie ungleichartig sind. WOLFF spricht daher auch den Organismen die Fähigkeit, eine fremde Substanz in eine ihnen gleichartige Substanz umzuwandeln, entschieden ab und verwirft das ihm „wunderlich" dünkende Wort Assimilation als eine unschickliche Bezeichnung (1789, S. 45). Die Ernährung beruht für ihn nicht auf einer Art Verwandlung von Stoffen, sondern auf Entwicklung einer schon existierenden Substanz, dadurch daß die vegetabilischen und animalischen Substanzen das ihnen Gleichartige anziehen. In diesem Sinne nimmt WOLFF auch eine Differentia specifica der besonderen anziehenden und abstoßenden Kräfte an.

Die in Anziehung gleichartiger und in Abstoßung ungleichartiger Teile sich äußernde Nutritionskraft ist nur der vegetabilischen und animalischen Substanz eigen und von der allgemeinen Anziehungskraft, die alle Körper besitzen, verschieden; denn wäre das nicht der Fall, so müßten diese ebenso wie die Pflanzen nutriert werden, sie müßten wachsen und auf irgendeine Art ihr Geschlecht fortpflanzen. Daher spricht sich WOLFF auch gegen den Vergleich eines Organismus mit einer Maschine aus. Denn wenn man auch aus irgendeiner Substanz ein Modell einer Pflanze, z. B. eines Trapogogon prat., mit ihrer inneren Struktur genau nachbildet, so würden auch die eifrigsten Verteidiger der mechanischen Medizin dem Modell die gleichen Verrichtungen wie dem natürlichen Trapogogon nicht zutrauen. Denn es fehle seiner Substanz die „eigentümliche und wesentliche Kraft", die nur den orga-

nischen Substanzen innewohnt und welche für alle Mechanik unerklärbar ist. WOLFF wendet sich daher auch gegen Versuche einer mechanischen Erklärung des Lebensprozesses, gibt aber auf der anderen Seite zu, daß sich in wunderbarer Weise in die ersten Wirkungen der wesentlichen Kräfte des tierischen Körpers mechanische Ursachen und mechanische Kräfte einmischen und die Wirkungen jener Kräfte modifizieren.

Die Vis essentialis, welche eine nur den Lebewesen eigentümliche Grundkraft ist, vergleicht WOLFF (1789, S. 42 u. 69) auch an mehreren Stellen der Kraft, deren Dasein STAHL sehr wohl erkannte, die er aber mit Unrecht der Seele (anima) zuschrieb. Noch mehr aber entspricht sie wohl dem, was man in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts unter „Lebenskraft" verstanden hat.

Über die wissenschaftliche Bedeutung von WOLFFS „Theorie der Generation" ein gerechtes Urteil zu fällen, ist nicht leicht. Auf der einen Seite wird man anerkennen müssen, daß die drei theoretischen Schriften die Arbeit eines scharfsinnigen und logisch geschulten Naturforschers sind, daß er die schwachen Seiten der Einschachtelungs- und Evolutionstheorie gleich BUFFON u. a. richtig erkannte und auf Grund von Beobachtungen bei Pflanzen und Tieren zu beweisen versucht hat, daß sich die Vorgänge bei der Entwicklung ganz anders abspielen, als man es nach der Evolutionstheorie gewöhnlich voraussetzte; auf der anderen Seite aber ist auch zu beachten, daß die von WOLFF an die Stelle der Präformation gesetzte neue Theorie der Epigenesis doch ebenfalls unrichtig ist. Ganz verfehlt ist schon ihre Grundannahme, nach welcher die Pflanzen und Tiere aus einem völlig unorganisierten Saft allein durch Wirkung einer Vis essentialis hervorgehen sollen. Überlegt man sich genauer, wie durch Anziehung gleichartiger und Abstoßung ungleichartiger Säfte aus einem wie Wasser flüssigen Ausgangsmaterial ein menschlicher Organismus, ein Gehirn, ein Auge, ein Ohr entstehen soll, so heißt das doch der Vis essentialis Wirkungen zuschreiben, die ebenso wie die Konsequenzen der Einschachtelungslehre an das Wunderbare streifen. Was man später gegen den Begriff der Lebenskraft vorgebracht hat, das läßt sich alles ebenso auch von der eigentümlichen und wesentlichen Kraft WOLFFS sagen; sie hat mehr das Wesen einer Wunder- als einer Naturkraft.

Unsere heutigen Anschauungen über pflanzliche und tierische Organisation und Entwicklung sind daher auch von denen WOLFFS grundverschieden. Daraus soll ihm kein Vorwurf gemacht, aber wohl gezeigt werden, daß nach dem damaligen Stande der Naturerkenntnis in der Biologie, Physik und Chemie überhaupt die Elemente nicht gegeben waren, auf denen sich eine rationelle Entwicklungslehre errichten ließ.

Wenn WOLFF bei seinen Lebzeiten nicht seiner geistigen Bedeutung und seinen Leistungen entsprechend gewürdigt wurde, so ist man, wie mir scheint, in unseren Tagen in den entgegengesetzten Fehler verfallen, man hat seiner Theorie der Generation eine Bedeutung für die Wissenschaft zugeschrieben, die wieder über das gerechte Maß hinausgeht.

So läßt sich das von KIRCHHOFF, dem Biographen WOLFFS, gefällte Urteil (1868): „Was KANT für die Philosophie, ist WOLFF für die Physiologie: der kritische, d. h. der allein den Namen verdienende Begründer", schon abgesehen von anderem allein aus dem Grunde

nicht aufrecht erhalten, weil WOLFFS Schriften bekanntermaßen überhaupt nur einen sehr geringen Einfluß auf den weiteren Entwicklungsgang der Wissenschaft ausgeübt haben. Ebenso ist es ein Mythus, wenn, nach dem Vorgang von HUXLEY, WOLFF mit der Entdeckung der Zellentheorie in einen, wenn auch entfernten Zusammenhang gebracht wird. Denn die Vorstellung von organischen Elementarteilen, welche sich bei BUFFON und OKEN findet, ist der WOLFFschen Gedankenwelt ein fremdes Element. Nach ihr bestehen ja Pflanzen und Tiere aus verschiedenen, mehr oder minder flüssigen und zum Teil fest gewordenen Substanzen, in welchen durch Saftströmung Wege (die Gefäße der Pflanzen und Tiere, die Drüsenkanäle usw.) und durch Saftablagerung kleine Vakuolen entstanden sind. Nur soweit dies eingetreten ist, schreibt WOLFF den Teilen überhaupt eine Organisation zu. Wo ist hier nur der geringste Anklang an eine Zellentheorie zu finden?

Wenn WOLFFS Theorie der Epigenesis sich aber auch in ihrer allgemeinen Fassung als unrichtig erwiesen hat und für uns jetzt nur noch ein historisches Interesse besitzt, in den unvergänglichen Besitz der Wissenschaft ist eine große Anzahl seiner Beobachtungen übergegangen, und diese übertreffen an Bedeutung weit die Leistungen eines MALPIGHI, HARVEY und HALLER auf dem Gebiete der Entwicklungsgeschichte. Sie sind hauptsächlich zusammengestellt in der 1768 zuerst in lateinischer Sprache veröffentlichten Abhandlung WOLFFS „Über die Bildung des Darmkanals im bebrüteten Hühnchen", von welcher C. E. VON BAER nicht mit Unrecht sagt: „Es ist die größte Meisterarbeit, die wir auf dem Felde der beobachtenden Naturwissenschaften kennen." In ihr hat WOLFF in der Tat den unerschütterlichen Beweis geliefert, daß im Ei des Hühnchens die späteren Organe nicht als solche in kleinerem Maßstabe vorhanden sind, sondern daß sie sich erst allmählich bilden und daß insofern Entwicklung auf Epigenese beruht. Er stellte zum ersten Male die wirkliche Entwicklung des Darmes und Magens, des Nervenrohrs, der Brust- und Bauchwand, des Nabels und des Amnion fest. Er zeigte, daß das Bildungsmaterial für Magen und Darm anfangs eine flach ausgebreitete Membran ist, welche er, seiner Neigung folgend, pflanzliche und tierische Formbildung miteinander in geheime Beziehungen zu setzen, einem Pflanzenblatt verglich. WOLFF kann als der erste Begründer der wichtigen Keimblätterlehre bezeichnet werden.

Meisterhaft ist seine Beschreibung, wie aus dem Darmblatt eine „Darmrinne" entsteht und wie schließlich die Ränder der Rinne nach der Medianebene zusammenrücken und zu einem Rohr verwachsen; er nennt den Vorgang ganz richtig auch schon eine Zusammenfaltung der Membran, wofür er an anderer Stelle (S. 173) auch das Wort Zusammenschnürung gebraucht. Eine seine Darstellung erläuternde Abbildung ist aus seinem Werk als Zinkographie (Fig. 4) hier reproduziert.

In ähnlicher Weise läßt WOLFF das Nervenrohr entstehen, dessen Entwicklung er derjenigen des Darmrohrs vergleicht. Nicht minder trefflich ist seine Beschreibung der Nabelbildung und der Art und Weise, wie sich die Seitenplatten des Unterleibes „in das Amnion" umschlagen, und wie durch ihr Zusammenwachsen Brust- und Bauchwand zustande kommt, die anfangs nicht vorhanden ist, so daß das Herz freiliegt.

Ahnend, daß die Zusammenfaltung von Membranen ein Vorgang ist, der sich bei verschiedenen Organen wiederholt, tut WOLFF den

bedeutungsvollen Ausspruch: „Es scheint, als würden zu verschiedenen Zeiten und mehrere Male hintereinander nach einem und demselben Typus verschiedene Systeme, aus welchen dann ein ganzes Tier zusammengesetzt wird, gebildet, und als wären diese darum einander ähnlich, wenn sie gleich ihrem Wesen nach einander verschieden sind. Das System, welches zuerst erzeugt wird, zuerst eine bestimmte, eigentümliche Gestalt annimmt, ist das Nervensystem. Ist dieses vollendet, so bildet sich die Fleischmasse, welche eigentlich den Embryo ausmacht, nach demselben Typus, beinahe wie ein zweites, in Hinsicht auf die äußere Gestalt dem ersten ähnliches Tier, durch Wiederholung desselben Zeugungsaktes. Darauf erscheint ein drittes, das Gefäßsystem, das gewiß dem ersteren nicht so unähnlich ist, daß nicht die als allen Systemen gemeinsam zukommend beschriebene Form in ihm leicht erkannt würde. Auf dieses folgt das vierte, der Darmkanal, der wieder nach demselben Typus gebildet wird und als ein vollendetes, in sich geschlossenes Ganze den drei ersten ähnlich erscheint."



Fig. 4. **Hühnerembryo, von unten betrachtet,** nach K. Fr. Wolff (1768, Taf. VII, Fig. 5).

a Areola pellucida. *b* Kopfscheide. *c* Pars embryonis supracardiaca. *d* Synciput. *e* Cor. *f* Amnii veri primum tentamen. *g* Vena ascendens. *h* Vaginae capitis principium. *i* Limbus orificii cardiaci. *k* Orificium cardiacum. *l*, *l* Limbi abdominales. *m*, *m* Limbi interintestinales. *n* Rudimenta vertebrarum. *o* Extremitas spinae dorsalis. *p* Aperturae amnii primordium. *q* Medulla spinalis. *s* Vasorum vestigia. *v* Involucri caudae prima adumbratio.

Von seinen Zeitgenossen wurde auch diese Schrift Wolffs wenig beachtet; erst nach seinem Tode wurde sie am Anfang des folgenden Jahrhunderts durch Meckel, der eine deutsche Übersetzung von ihr veranstaltete, der Vergessenheit entrissen.

Einen ungleich größeren Erfolg in der Bekämpfung der Evolutionstheorie hat 30 Jahre nach dem Erscheinen von Wolffs Theoria generationis Blumenbach (1752—1840) gehabt mit seiner 1789 herausgegebenen kleinen Broschüre „Über den Bildungstrieb". In witzigem und gefälligem Stil geschrieben, erlebte sie, obwohl sie an Tiefe und Reichtum der Gedanken hinter Wolffs Schriften weit zurücksteht, nach 2 Jahren eine neue Auflage, und Oken bezeichnete Blumenbach als den Forscher, „der allen Evolutionen den ersten wahrhaft tödlichen Streich beigebracht habe, nach dem sie sicher nicht mehr aufleben werden außer in der Geschichte."

Ursprünglich selber ein Anhänger der Hallerschen Evolutionstheorie, wurde Blumenbach später ihr entschiedener Gegner, hauptsächlich bekehrt durch Experimente über Regeneration des Süßwasserpolypen. Mehr als durch Gründe erschütterte er die Einschachtelungslehre durch scharfen Witz und Ironie. Nach der Meinung eines Genfer Naturforschers, erzählt er, seien alle Menschen in der Welt von gleichem Alter, der Großvater nicht um einen Tag älter als sein neugeborener Enkel; mit Kain und Abel und 200000 Millionen der übrigen Menschen hätten wir 6000 Jahre zusammengesteckt, und hätten, doch nicht ganz

ohne Bewegung, brach dagelegen; wir seien nach und nach sachte gewachsen; wir konnten uns nämlich bei Kains Schwester schon ein bischen mehr ausdehnen als bei ihrer Mutter, wo sie selbst nebst ihren Geschwistern noch bei uns lag und uns den Raum beengte; und so kriegten wir mit jeder neuen Entwicklung eines unserer Vorfahren ein geräumigeres Logis, und das tat uns wohl, da streckten wir uns immer mehr und mehr, bis endlich die Reihe der Entwicklung auch an uns kam.

An die Stelle der Evolution setzt daher BLUMENBACH gleichfalls die Epigenese. Darunter versteht er die allmähliche Entstehung eines Organismus „aus dem zwar reifen, übrigens aber rohen, ungeformten Zeugungsstoff der Eltern". Damit das Werk zustande kommt, nimmt BLUMENBACH eine besondere, dem Zeugungsstoff innewohnende, bildende Kraft an, die von ihm Bildungstrieb oder Nisus formativus genannt wird, und welche bewirkt, daß der Stoff anfangs eine bestimmte Gestalt annimmt, dann lebenslang erhält, und wenn sie ja etwa verstümmelt worden ist, womöglich wieder herstellt. Er rechnet sie in die Reihe der Lebenskräfte (Kontraktilität, Irritabilität, Sensibilität usw.), von welchen sie aber, wie überhaupt auch von den allgemeinen physischen Kräften des Körpers, verschieden sei. Wenn der Bildungstrieb eine völlig widernatürliche Richtung befolgt, entstehen Mißgeburten. WOLFFS Vis essentialis und seinen Nisus formativus hält BLUMENBACH für verschiedene Lebenskräfte.

Mit dem Ende des 18. Jahrhunderts ist die Herrschaft der Evolutionstheorie, welche in ihren Konsequenzen zur Einschachtelungslehre geführt hatte, vorüber und an ihre Stelle die Epigenesis als die führende Hypothese getreten. Eine neue Periode, welche bis in unsere Jahre reicht, beginnt für die Entwicklungslehre, eine Periode, reich an Arbeit, reich an Ergebnissen. Ehe wir zu ihrer Darstellung übergehen, werfen wir noch auf den eben betrachteten 300jährigen Zeitraum und auf den eigentümlichen Verlauf des in ihm sich abspielenden wichtigen Erkenntnisprozesses einen zusammenfassenden Rückblick.

Die Frage, was ist Zeugung, was ist Entwicklung eines Organismus, beschäftigt auf das lebhafteste tiefer denkende Forscher, um so lebhafter vielleicht, je schwieriger es war, mit den unzureichenden Forschungsmitteln der früheren Zeit in das Mysterium einzudringen. Durch geschickte Experimente und Beobachtungen gelingt es REDI, SWAMMERDAM, MALPIGHI und anderen zu zeigen, daß zahlreiche Tiere, von denen der Laienverstand annahm, sie entständen durch Urzeugung aus faulenden Substanzen, sich aus Eiern durch Elternzeugung entwickeln. Ein großer Fortschritt der Naturerkenntnis wurde so in dem Satz „Omne vivum ex ovo" (HARVEY) festgelegt. Ein Meister in der Zergliederungskunst, SWAMMERDAM, drang erfolgreich in den Bau der Eier, der Raupen und Puppen bei den Insekten ein und zog aus seinen Beobachtungen den Schluß, daß dieselben Organe, wie in der Imago, auch schon in der Raupe, in der Puppe und im Ei vorhanden seien, daß demnach Raupe, Puppe und Imago nicht verschiedene Arten von Geschöpfen, die durch eine Art Verwandlung auseinander entstehen, sondern nur verschiedene Entwicklungsstadien ein und derselben Tierart seien. Er wie MALPIGHI lieferten so das Tatsachenmaterial für die Evolutionstheorie, von welcher daher die alten Forscher wohl sagen konnten, sie sei aus der Beobachtung der Natur selbst abstrahiert.

Doch in diesen vermeintlichen Tatsachen lag eine große Schwierigkeit, wenn man die Frage aufwarf, woher stammt das kleine Geschöpf

im Ei? Hiermit war der Anstoß zur Einschachtelungstheorie gegeben; denn wenn der werdende Organismus en miniature im Ei schon im Eierstock der Mutter vorhanden ist, was lag näher als der Schluß, daß die Mutter, welche doch auch aus einem Ei sich entwickelt hat, ebenfalls schon im Eierstock der Großmutter vorhanden war, und so fort in endloßem Prozeß? Der Philosoph Malebranche zog diese Konsequenz, auf die Relativität des Begriffes „Größe" und auf die unendliche Teilbarkeit der Materie hinweisend.

Eine neue Schwierigkeit entstand mit der Entdeckung der Samenfäden durch Leeuwenhoek, da sich jetzt recht gut die Ansicht verteidigen ließ, daß der Samenfaden eher als das Ei das präformierte Geschöpf sei; sie schien durch die Entdeckung der Parthenogenese vorübergehend beseitigt. Doch auch so blieben noch viele Schwierigkeiten bestehen, mit welchen wir ernsthafte Forscher, wie Bonnet, Haller u. a., sich abmühen sehen, die Schwierigkeit, daß vom Vater Eigenschaften auf das Ei übertragen werden, die Tatsache der Bastardzeugung, die von Bonnet und Haller wohl bemerkte Tatsache, daß embryonale Organe eine vielfach andere Beschaffenheit als im fertigen Zustand haben, die Tatsache der Regeneration, alles Schwierigkeiten, welche man durch Hilfshypothesen zu heben versuchte. Doch alle diese Anstrengungen, zu einer richtigeren Auffassung des Keimbegriffes auf dem einmal eingeschlagenen Wege zu gelangen, blieben vergeblich. Die Vorstellung, welche wir mit dem Begriff „Anlagesubstanz" jetzt verbinden, war bei der damaligen Einsicht in die Struktur der Organismen und bei der Unkenntnis der Tatsachen, aus denen wir erst diesen Begriff entwickelt haben, wohl noch nicht an der Zeit.

Daß ein Weg der Erkenntnis, der in seinen Konsequenzen in dunkle Finsternis führt, wie selbst Haller einräumt, Zweifel an seiner Richtigkeit wachrufen muß, ist verständlich; daher denn zu verschiedenen Zeiten neue Anstrengungen gemacht wurden, das Rätsel der Zeugung und Entwicklung in anderer Weise zu lösen. Der Präformation in ihren verschiedenen Formen werden Theorien der Epigenese in manchen Variationen gegenübergestellt. Buffon kommt auf die Idee einer Zusammensetzung des Organismus aus kleineren Elementarorganismen, die wieder aus lebenden organischen Molekülen bestehen. Er betrachtet sie als eine unzerstörbare Bildungsmaterie für Pflanzen und Tiere, die in der ganzen Natur zerstreut ist, und welche, als Nahrung von Pflanzen und Tieren aufgenommen, sowohl zu ihrem Wachstum dient als auch in ihnen wie in einem Modell zu neuen Individuen derselben Art wieder vereinigt wird.

Während Buffon, mehr Schriftsteller als Forscher, sich bei seinen kühnen Hypothesen ohne tatsächliche Unterlage beruhigt, wird Casp. Friedr. Wolff durch den ihn quälenden Zweifel als echte Forschernatur angeregt, sich in die Entwicklung des Hühnchens zu vertiefen mit derselben ausdauernden Entsagung, wie vor ihm Swammerdam. Durch Tatsachen beweist er, daß im Hühnerei die Organe nicht, wie es die Evolutionisten annahmen, präformiert sind, sondern sich allmählich bilden; er legt so die ersten festen Fundamente für eine rationelle Entwicklungsgeschichte der einzelnen Organe und gibt den Anstoß zur Keimblättertheorie. Aber ebenfalls mit den Unzulänglichkeiten der Beobachtungsmittel kämpfend, verfällt er bei der Frage nach der ersten Entstehung eines Organismus in den entgegengesetzten Fehler wie die Evolutionisten. Während diese eine Organisation des Keimes

annahmen, welche zwar in der von ihnen gelehrten Weise falsch, aber in anderer Weise doch wirklich vorhanden ist, leugnet WOLFF eine solche überhaupt ganz und gerät mit seiner Lehre einer Epigenese aus einem rohen Zeugungsstoff, einem wie Wasser flüssigen Saft, auf einen der Einschachtelungslehre entgegengesetzten Abweg. So wird er genötigt, seine Vis essentialis das Wunderwerk verrichten zu lassen, welches die Evolutionisten der Weisheit und Allmacht eines Schöpfers glaubten anvertrauen zu müssen. Auch die Epigenetiker konnten nicht die richtige Vorstellung finden, was Anlage eines Organismus und was Entwicklung ist.

In eigentümlicher Mischung sehen wir so Irrtum und Wahrheit in den Vorstellungen der Evolutionisten und der Anhänger der Epigenesis verteilt. Die Evolutionisten hatten vollkommen recht, wenn sie eine Organisation des Lebenssubstrates auch im Eizustand behaupteten und lehrten, daß schon im Eierstock der zukünftige Organismus als Ei auf seine weitere Entwicklung harre. Und auch die Animalkulisten befanden sich, wie wir jetzt wissen, in keinem Irrtum mit ihrer Behauptung, daß die Samenfäden die Keime von Geschöpfen seien.

Den Anhängern der Epigenesislehre aber fällt in dem Streite wieder die Palme des Siegers zu, sowohl wenn WOLFF und BLUMENBACH das erkünstelte Wunderwerk der Einschachtelungshypothese kritisieren, als namentlich auch, wenn WOLFF durch Tatsachen beweist, daß die einzelnen Organe des ausgebildeten Geschöpfes nicht als solche im Ei vorhanden sind, und sich an die Arbeit macht, um zu zeigen, wie sie sich bilden.

So kommt die Wahrheit im Widerspruch der Meinungen erst allmählich und auf Umwegen zutage, in demselben Maße, als durch gehäufte Beobachtungen und durch Verbesserung der Methoden das Tatsachenmaterial zunimmt.

II. Die Entwicklungslehre im 19. Jahrhundert.

Mehr als jemals zuvor ist das Studium der Entwicklungslehre im 19. Jahrhundert durch zahlreiche Untersuchungen und durch bahnbrechende Entdeckungen gefördert worden. Hierbei machen sich zwei Forschungsrichtungen geltend, die wir als morphologische und als physiologische getrennt besprechen wollen, da ihre Methoden und Aufgaben verschiedene sind.

1. Die morphologische Richtung.

Zur besseren Übersichtlichkeit wird es dienen, wenn wir zwei Perioden unterscheiden, von denen die erste bis zur Begründung der Zellentheorie, die zweite bis zur Gegenwart reicht.

a) Die erste Periode. Die morphologische Richtung der Entwicklungsperiode verdankt ihren raschen Aufschwung am Anfang des 19. Jahrhunderts zum großen Teil der **vergleichenden Methode**. Je mehr die Einzelkenntnisse sich durch Untersuchungen von Tieren aus den verschiedensten Stämmen und Klassen ins Unendliche erweiterten, um so mehr erwachte auch bei Zoologen und Anatomen die Erkenntnis, daß die Wissenschaft sich nicht auf die Beschreibung des einzelnen Naturobjekts beschränken dürfe, sondern durch den Vergleich der Lebe-

wesen und ihrer Organe zur Aufstellung allgemeiner Gesetze der Formbildung und der Entwicklung der Lebewelt vordringen müsse. Auf diesem Wege trat am Ende des vorigen und am Anfang des 19. Jahrhunderts eine grundlegende Reform des tierischen Systems durch die Ausbildung der Typenlehre ein, um welche sich hauptsächlich CUVIER und C. E. VON BAER verdient gemacht haben; es entstand als ein sehr verheißungsvoller Wissenszweig die vergleichende Anatomie, die in Frankreich durch VICQ. D'AZYR, G. ST.-HILAIRE und namentlich wieder durch CUVIER, den man auch den Vater der vergleichenden Anatomie genannt hat, in Deutschland aber durch OKEN und J. FR. MECKEL, den „deutschen CUVIER" gefördert wurde.

Die Methode, die sich in Zoologie und Anatomie als fruchtbringend erwiesen hatte, wurde es nicht minder auch auf dem Gebiete der Entwicklungslehre; man verglich die Embryonen der verschiedenen Tiere und ihre Organe sowohl untereinander als auch mit den vollendeten niederen und höheren Formen des tierischen Systems. So brach sich neben der rein beschreibenden eine mehr philosophische Betrachtungsweise der Tierwelt Bahn, hie und da in einer etwas tumultuarischen Weise, was sich namentlich von der naturphilosophischen Schule, die durch OKEN in Deutschland begründet wurde, sagen läßt. Allgemeine Gesetze wurden aufgestellt, viele zwar unreif und übereilt, aber trotzdem nicht ohne Förderung für die weitere Entwicklung der Wissenschaft, weil durch sie doch leitende und die Einzelheiten zusammenfassende Ideen in das Chaos eines sich anhäufenden, zusammenhangslosen Wissensmaterials eingeführt wurden. Unter diesen verdanken wir der Naturphilosophie auch die Einführung des Deszendenzprinzips in die morphologische Forschung, des Prinzips, daß von den zahlreichen Pflanzen und Tierarten die höheren aus den niederen Formen im Laufe der Erdentwicklung allmählich entstanden sind.

Der fruchtbringende Gedanke wurde in vortrefflicher Weise von dem großen LAMARCK in seiner „Philosophie zoologique" durchzuführen und zu begründen versucht. Auch gewann er bald eine mächtige Stütze in der vergleichenden Embryologie.

Schon mehreren Forschern (KIELMEYER, OKEN, TIEDEMANN, CARUS, BLAINVILLE) war es aufgefallen, daß die Embryonen der höheren Tiere eine große Ähnlichkeit und Übereinstimmung in ihrem Bau mit den bleibenden Formen der niederen Tiere besitzen. Besonders aber hat sich J. FR. MECKEL am Anfang des 19. Jahrhunderts bemüht, „die Parallele zwischen der Entwicklung des Embryo der höheren Tiere und der Tierreihe", also einen Kreis von Vorstellungen, welchen HAECKEL unter dem Namen des biogenetischen Grundgesetzes zusammengefaßt hat, in verschiedenen Schriften eingehender zu begründen.

In seinem System der vergleichenden Anatomie stellt MECKEL den Grundsatz auf und sucht ihn gegen Einwürfe zu verteidigen, daß die Entwicklung des einzelnen Organismus nach denselben Gesetzen wie die der ganzen Tierreihe geschehe, daß also das höhere Tier in seiner Entwicklung dem Wesentlichen nach die unter ihm stehenden, bleibenden Stufen durchläuft, wodurch die periodischen und Klassenverschiedenheiten aufeinander zurückgeführt werden. So entspreche offenbar der Embryo eines mit Gliedmaßen versehenen Tieres, solange er ohne Gliedmaßen ist, in bezug auf diesen Teil seines Baues denen, welche derselben beständig entbehren; der Embryo des warmblütigen Tieres, solange seine beiden Herzkammern vereinigt sind, dem kaltblütigen durch diesen

[illegible] und u. s. w. Solange ein gewisses Organ eine gewisse, einer niedrigere
[illegible] bleibend zukommende Form hat, gehöre offenbar der Embry
[illegible] höheren Tieres in bezug auf dieses Organ dieser niedrigeren Klasse a

Auch zur Erklärung der Mißbildungen wurde das neuentdeck
[illegible] herangezogen. In den meisten derselben sah MECKEL die Fol
[illegible] Stillstandes der Entwicklung auf einer früheren Bildungsstuf
daher er denn auch für sie den Namen Hemmungsmißbildun
einführte.

Es liegt auf der Hand, daß durch diese Lehre neue und feste Zie
der embryologischen Forschung klar vorgezeichnet waren; galt es do
nun in der Entwicklung jedes einzelnen Tieres die niederen und höher
stufen der Entwicklung genau zu untersuchen, die eine von der ander
abzuleiten und sie mit den niederen und höheren Formzuständen zu ve
gleichen, welche uns das Tierreich darbietet und Gegenstand der ve
gleichend-anatomischen Forschung sind. Entwicklungsgeschichte u
vergleichende Anatomie haben fortan ihren Bund geschlossen, welch
für den Fortschritt der Wissenschaft so überaus förderlich geworden i

Die Lehre von der Parallele zwischen der „individuellen Met
morphose" und der „Metamorphose des Tierreiches" war am Anfa
des 19. Jahrhunderts unter Anatomen und Physiologen weit verbreit
Als Gewährsmann hierfür sei C. E. v. BAER zitiert (1828, S. 199). „Weni
Darstellungen von Verhältnissen in der organischen Welt", erzäh
er, „haben so viel Beifall gefunden als die, daß die höheren Tierform
in den einzelnen Stufen der Entwicklung des Individuums vom erst
Entstehen an bis zur erlangten Ausbildung den bleibenden Formen
der Tierreihe entsprechen, und daß die Entwicklung der einzeln
Tiere nach denselben Gesetzen, wie die der ganzen Tierreihe, erfolgt
das höher organisierte Tier also in seiner individuellen Ausbildu
dem Wesentlichen nach die unter ihm stehenden, bleibenden Stuf
durchläuft." „Diese Idee, lebendig geworden zu einer Zeit, wo auß
von MALPIGHI und WOLFF noch keine zusammenhängenden Unte
suchungen über die früheren Perioden der Entwicklungsgeschich
irgendeines Tieres angestellt waren, und vorzüglich durchgeführt v
einem Manne, der über die Entwicklungsgeschichte der höheren Org
nismen wohl die meisten Kenntnisse besaß (MECKEL), konnte nic
umhin, große Teilnahme zu erregen, da sie von einer Menge speziell
Beweise unterstützt wurde. Sie gewann noch mehr Gewicht, da s
sich fruchtbar erwies, indem eine Reihe Mißbildungen verständli
wurde, wenn man sie als Folge eines partiellen Stehenbleibens der En
wicklung auf früheren Bildungsstufen betrachtete. — Kein Wund
also, daß sie mit Wärme aufgenommen und schärfer durchgefüh
wurde."

Welch reges Interesse zumal in Deutschland embryologisch
Untersuchungen entgegengebracht wurde, ist aus zahlreichen Au
sprüchen zu ersehen, welche sich aus der Literatur der ersten Hälf
des 19. Jahrhunderts leicht zusammenstellen lassen. „Mit Verwunderu
sahen wir uns", erklärt PANDER (1817) in bezug auf entwicklung
geschichtliche Forschungen, „auf den fremden Boden einer neuen W
versetzt." „Die Entwicklungsgeschichte ist der wahre Lichtträger f
Untersuchungen über organische Körper", heißt es in dem viel zitiert
Ausspruch von C. E. v. BAER (1828). „Die Entwicklungsgeschich
gibt dem Philosophen", bemerkt in ähnlicher Weise HUSCHKE (183
S. 1), „den Stoff zur Ausführung eines festen Gebäudes des organisch

Lebens. Man sollte jedes Organ, jeden Stoff und auch jede Tätigkeit nur immer mit der Frage untersuchen, wie sie entstanden.“ Endlich sei auch noch aus der Untersuchung über die Viszeralbogen der Wirbeltiere der Ausspruch von REICHERT (1837) angeführt: „Die Entwicklungsgeschichte ist es, welche, wie mein großer Lehrer (JOH. MÜLLER) sagte, das Richteramt über die komparative Anatomie zu führen hat.“

Dank diesem lebendig gewordenen Interesse für das Studium der Entwicklungsgeschichte erschien in den ersten Dezennien des 19. Jahrhunderts eine Reihe höchst bedeutsamer Untersuchungen, unter denen an erster Stelle die Arbeiten von PANDER und C. E. VON BAER zu nennen sind. Beide Forscher, Deutschrussen von Geburt und eng miteinander befreundet, wandten sich nach Würzburg, um sich von DÖLLINGER in das Studium der Biologie tiefer einführen zu lassen, und wurden durch seinen Rat und Einfluß dazu bestimmt, die Entwicklungsgeschichte des Hühnchens von neuem eingehend zu bearbeiten. So entstand in Würzburg, wie C. E. VON BAER (1828) uns selbst erzählt, „jene für die Naturwissenschaft ewig denkwürdige Verbindung, in welcher ein in physiologischen Forschungen ergrauter Veteran (DÖLLINGER), ein von Eifer für die Wissenschaft glühender Jüngling (PANDER) und ein unvergleichlicher Künstler (DALTON) sich verbanden, um durch vereinte Kräfte eine feste Grundlage für die Entwicklungsgeschichte des tierischen Organismus zu gewinnen.“ C. E. VON BAER selbst war durch äußere Verhältnisse zunächst verhindert, sich an den Untersuchungen zu beteiligen, doch folgte er der Arbeit seines Jugendfreundes PANDER mit solchem Interesse, daß er dadurch dem Studium der Entwicklungsgeschichte für immer gewonnen wurde.

PANDER veröffentlichte seine Untersuchungen, die seit CASPAR FRIEDRICH WOLFFS Schrift wieder die erste bedeutende Leistung auf dem betreffenden Gebiete sind, 1817 als Doktordissertation in lateinischer und gleich darauf auch in deutscher Sprache unter dem Titel: „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Hühnchens im Ei“. Noch in klarerer Weise, als es schon durch C. F. WOLFF geschehen war, legte er in ihnen die Grundlage für die Keimblättertheorie. Es gelang ihm, die Keimhaut des 12 Stunden bebrüteten Eies nach Mazeration in Wasser in zwei Schichten zu trennen, welche er als seröses Blatt und als Schleimblatt unterschied, und zwischen denen er später noch eine dritte Schicht, das Gefäßblatt, sich anlegen ließ. Mit Ausdauer suchte er festzustellen, wie sich aus den einzelnen Blättern die späteren Organe hervorbilden, und erkannte als erster dabei klar die so wichtige Rolle, welche fast überall bei der Organogenese das Prinzip der Faltenbildung, Ausstülpung und Abschnürung spielt. Die hierauf bezüglichen Sätze sind so meisterhaft abgefaßt, daß sie wohl im Wortlaut wiedergegeben zu werden verdienen (1817): „Die Keimhaut selbst bildet allein durch den einfachen Mechanismus des Faltens den Leib und die Eingeweide des Tieres. Ein zarter Faden setzt sich als Rückenmark an ihr an, und kaum ist dieses geschehen, so schlägt sie die ersten Falten, welche selbst dem Rückenmark den Sitz anweisen mußten, als Hülle über das kostbare Fädchen, auf diese Weise die erste Grundlage des Leibes bildend. Hiernach geht sie in neue Falten über, welche im Gegensatz zu den ersten die Bauch- und Brusthöhle mit Inhalt gestalten. Und zum dritten Male sendet sie Falten aus, um den aus ihr und durch sie gebildeten Foetus in passende Hüllen einzuwickeln. Daher es denn niemand befremden mag, wenn im Verlaufe unserer Erzählung so viel von Falten und Umschlägen die Rede ist.“

Pander hat die in so rühmlicher Weise begonnenen embryologischen Untersuchungen später selbst nicht weiter fortgeführt, dagegen war jetzt C. E. von Baer, der Panders Forschungen mit veranlaßt und verfolgt hatte, mit so großem Interesse für die Entwicklungsgeschichte erfüllt worden, daß er fortan ihr Studium zur Hauptaufgabe seines Lebens machte. 1819 ging er in Königsberg an die ersten eigenen Beobachtungen, die zunächst nur auf ein Verständnis von Panders Untersuchungen gerichtet waren; mit unermüdlicher Ausdauer setzte er sie jahrelang fort, hauptsächlich von der Idee geleitet, „welche gleich einem leuchtenden Strahle durch seine Seele schoß, wie der Typus im Baue der Wirbeltiere sich allmählich im Embryo ausbildet." Erst im Jahre 1828 begann er den ersten Teil seiner Untersuchungen zu veröffentlichen unter dem Titel: Über Entwicklungsgeschichte der Tiere, Beobachtung und Reflexion. Der zweite Teil, auch noch nicht ganz vollendet, erschien sogar erst 1837. Beide Teile bilden nicht nur das Hauptwerk der wissenschaftlichen Tätigkeit von Baer, sondern überhaupt das Fundament, auf welchem die ganze moderne Entwicklungslehre ruht. Mit Recht konnte daher Kölliker (1879) den Ausspruch tun: „Baers Werke dürfen sowohl wegen des Reichtums und der Vortrefflichkeit der Tatsachen, als auch der Gediegenheit und Größe der allgemeinen Betrachtungen halber unbedingt als das Beste bezeichnet werden, was die embryologische Literatur aller Zeiten und Völker aufzuweisen hat."

Unter den Entdeckungen Baers steht obenan seine Auffindung des Eies der Säugetiere, die in der kleinen Schrift „De ovi mammalium et hominis genesi" (1827) veröffentlicht wurde. Während bis dahin noch die auf S. 11 dargestellte Lehre von Regnier de Graaf herrschte, zeigte er zum ersten Male auf der Naturforscherversammlung in Berlin an Präparaten, daß erst in der Wand des Graafschen Bläschens das außerordentlich viel kleinere Ei der Säugetiere eingeschlossen ist.

In seinem Hauptwerke über Entwicklungsgeschichte der Tiere hat Baer am eingehendsten die Entwicklung des Hühnerembryo vom Anfang der Bebrütung bis zum Ausschlüpfen aus dem Ei untersucht, daneben aber auch zahlreiche Beobachtungen an Vertretern anderer Wirbeltierklassen, an Säugetieren, Amphibien und Fischen angestellt. Panders seröses Blatt und Schleimblatt bezeichnet er als das animale und das vegetative. Jedes läßt er sich abermals in zwei Schichten sondern oder spalten; das animale Keimblatt in die Hautschicht und die Fleischschicht, und ebenso das vegetative Blatt in die Gefäßschicht und die Schleimschicht. Durch Zusammenfalten entwickeln sich aus den vier Schichten Röhren, welche Baer die Fundamentalorgane des tierischen Körpers nennt, da sie alle einzelnen Organe der Anlage nach enthalten und aus ihrer Wand sich allmählich hervorbilden lassen. So geht die Hautschicht in die Hautröhre und in die Nervenröhre über; aus der Gefäß- und Schleimschicht formt sich zugleich mit seinem Gekröse der Darmkanal, an dem daher auch ein Schleimhautrohr und ein Gefäßrohr unterschieden werden kann. Die Fleischröhre endlich liefert eine Doppelröhre für die Rücken- und für die Bauchwand.

Wie aus den oben genannten Primitivorganen die zahlreichen Organe des Wirbeltierkörpers, wie Drüsen, Sinneswerkzeuge usw. angelegt werden, hat Baer ebenfalls in jahrelanger Beobachtung festzustellen versucht; daß ihm hierbei viele Vorgänge dunkel geblieben

sind, wird man begreiflich finden, wenn man die von ihm angewandten, noch einfachen Methoden der Untersuchung berücksichtigt.

Seine allgemeinen Erörterungen über das Wesen des Entwicklungsprozesses hat BAER in mehreren Scholien und Korollarien der Darstellung seiner Befunde angefügt. Drei Hauptergebnisse sind daraus hervorzuheben. Das eine betrifft seine Stellungnahme zur Theorie der Evolution und der Epigenesis. BAER ist weder Anhänger der einen noch der anderen, sondern nimmt eine Mittelstellung zwischen beiden ein. Wie er nicht ansteht, die Einschachtelungslehre als eine Hypothese zu bezeichnen, die an Unsinn grenzt, obwohl sie sehr ausgezeichnete Naturforscher zu Verteidigern gehabt habe, so erklärt er sich doch ebenso entschieden gegen die Ansicht, als ob in der Entwicklung der Organismen zu irgendeiner Zeit eine wirkliche Neubildung stattfände. Vielmehr beruhe jede Entwicklung auf Wachstum und Umbildung eines bereits Vorhandenen. „Ich will zeigen" — erklärt BAER an einer Stelle (1837, S. 8) — „daß die organischen Körper weder vorgebildet sind, noch auch, wie man sich gewöhnlich denkt, aus ungeformter Masse in einem bestimmten Momente plötzlich anschießen." „Alles Einzelne ist früher in einem Allgemeinen mit enthalten." „Ein jedes Organ ist also ein modifizierter Teil eines allgemeineren Organs, und in dieser Hinsicht kann man sagen, daß jedes Organ schon in den Fundamentalorganen enthalten ist, und zwar mit seinem ganzen Umfange" (S. 157). Mit Entschiedenheit tritt somit BAER für die Kontinuität des Lebensprozesses in der Reihe der durch Zeugung auseinander hervorgehenden Generationen der Geschöpfe ein.

Das zweite Hauptergebnis ist die Begründung der Typenlehre, durch welche eine grundlegende Reform der tierischen Systematik herbeigeführt wurde. Wie CUVIER, so erkannte auch BAER gleichzeitig und unabhängig von ihm, daß die Tiere auf Grund der vergleichenden Anatomie der Organe in vier größere Stämme, die sich durch den Typus ihrer Organisation unterscheiden, eingeteilt werden müssen. Unter Typus versteht er das Lageverhältnis der organischen Elemente und der Organe (1828, S. 208). Hierbei tut er aber zugleich einen wichtigen Schritt über CUVIER hinaus, dadurch daß er die Typenlehre auch entwicklungsgeschichtlich begründet und eine noch innigere Verbindung zwischen Entwicklungslehre und vergleichender Anatomie herbeiführt, als es schon durch MECKEL geschehen war. Durch das Studium der Entwicklung verschiedener Tiere erkannte BAER zum ersten Male, daß im Laufe der Entwicklung am frühzeitigsten die typischen Unterschiede im Lageverhältnisse der hauptsächlichsten Organsysteme angelegt werden, so daß sich am frühesten feststellen läßt, welchem Typus der einzelne Keim angehört, daß dann erst die Ordnungs- und Gattungscharaktere und zuletzt die Speziesunterschiede hervortreten.

Von seinem umfassenden Standpunkt aus unterschied C. E. VON BAER in ähnlicher Weise wie CUVIER vier Haupttypen des Tierreiches (S. 209), den Typus der Wirbeltiere, der Mollusken, der Gliedertiere und der Strahltiere. Er beseitigte dadurch die weitverbreitete Vorstellung von einer einreihigen Anordnung der Tiere, die, vom Infusor beginnend, bis zum höchst organisierten Endglied der Kette, dem Menschen, fortschreitet.

Außer dem Typus der Organisation unterschied ferner BAER noch als ein sehr wichtiges Verhältnis „den Grad der Ausbildung des tierischen Körpers" (S. 207). Derselbe kann wieder bestehen in einem größeren

oder geringeren Maße der morphologischen und der histologischen Sonderung, eine ebenfalls wichtige Unterscheidung, welche BAER zuerst in die Entwicklungslehre eingeführt hat. Die morphologische Sonderung beruht auf der fortschreitenden Differenzierung der Primitivorgane in ungleichwertige und verschieden funktionierende Abschnitte, wie z. B. des Darmrohrs in Magen, Dünn- und Dickdarm, in Lunge, Leber, Pankreas usw. Die histologische Sonderung dagegen wird dadurch herbeigeführt, daß sich innerhalb der zuerst gleichförmigen Substanz der embryonalen Organe die verschiedenen Gewebe: Epithel-, Bindegewebe, Knorpel, Knochen, Nerven- und Muskelfasern differenzieren (S. 154).

Den hier dargelegten Komplex von Vorstellungen hat HAECKEL mit dem Namen des „BAERschen Gesetzes" zusammengefaßt.

Endlich haben wir noch näher auf die Stellung einzugehen, welche BAER gegenüber der Lehre vom Parallelismus zwischen der individuellen Metamorphose und der Metamorphose des Tierreichs einnimmt. Er hält die namentlich von MECKEL ausgebildete Ansicht, daß der Embryo höherer Tiere die bleibenden Formen der niederen Tiere durchlaufe, für nicht berechtigt, dagegen findet er für den Parallelismus einen Erklärungsgrund darin, daß sich jedes Tier durch Umwandlung aus einer allgemeinen in eine sich immer mehr spezifizierende, besondere Form entwickelt. Der MECKELschen These stellt er die Sätze entgegen: „Der Embryo geht nie durch eine andere Tierform hindurch, sondern nur durch den Indifferenzzustand zwischen seiner Form und einer anderen." „Mithin durchlaufen die Embryonen der Wirbeltiere in ihrer Entwicklung gar keine bekannten bleibenden Tierformen."

Zu diesem Gedankengang ist es als kein Widerspruch zu betrachten, wenn in demselben Scholion BAER auf die Frage, ob nicht im Beginne der Entwicklung alle Tiere sich im wesentlichen gleich sind und ob nicht für alle eine gemeinsame Urform besteht, die öfters zitierte Antwort gibt: „Da der Keim das unausgebildete Tier selbst ist, so kann man nicht ohne Grund behaupten, daß die einfache Blasenform die gemeinschaftliche Grundform ist, aus der sich alle Tiere nicht nur der Idee nach, sondern historisch entwickeln."

Neben C. E. VON BAER, der als das geistige Haupt der entwicklungsgeschichtlichen Richtung bezeichnet werden muß, sind noch zahlreiche andere Forscher mit Erfolg auf dem neuerschlossenen Gebiete tätig. In Deutschland sind außer OKEN, MECKEL und PANDER, die schon genannt wurden, noch TIEDEMANN und CARUS, der unermüdliche RATHKE, dem wir eine Fülle der schönsten Entdeckungen verdanken, der auf allen Gebieten der Biologie tätige JOHANNES MÜLLER, der fein beobachtende Jenenser Anatom HUSCHKE, ein Schüler OKENS, der große Physiologe PURKINJE, ferner BURDACH, REICHERT, SIEBOLD und manche anderen aufzuführen. In Frankreich sind tätig DUTROCHET, PREVOST und DUMAS, SERRES, COSTE, DUGÈS usw., in England WHARTON JONES und ALLEN THOMPSON, in Italien der berühmte RUSCONI.

Durch die rüstige Arbeit so vieler bewährter Forscher wurde fast von jedem Organsystem seine Genese in Angriff genommen. Eine Tierklasse nach der anderen wurde bald in das Bereich der Untersuchung hineingezogen. Es wurden die Grundlagen für den feineren Bau des Eies gelegt. PURKINJE beschrieb 1825 in seinen Symbolae ad ovi avium historiam das Keimbläschen im Vogelei und entdeckte, daß es vor der

Befruchtung sich auflöst und schwindet; COSTE (1834) und WHARTON JONES (1838) fanden dann unabhängig voneinander das gleiche Gebilde auch im Ei der Säugetiere auf, welches 1827 durch BAERS glänzende Entdeckung bekannt geworden war. R. WAGNER (1835) vervollständigte den Einblick in den Bau des Eies durch die Auffindung des Keimfleckes. Wichtige Beobachtungen über den Furchungsprozeß, von welchem schon SWAMMERDAM einige Andeutungen gesehen, aber nicht verstanden hatte, wurden von PRÉVOST und DUMAS am Froschei gesammelt und gleich darauf von RUSCONI und BAER (1834) noch genauer verfolgt; doch blieb ihnen allen die eigentliche Bedeutung des so eigentümlichen Prozesses als eines Zellenteilungsvorganges noch verborgen. BAER glaubte, daß durch ihn eine größere Berührungsfläche für die befruchtende Samenflüssigkeit geschaffen werden solle. Bald darauf beschrieb RUSCONI (1836) den Furchungsprozeß auch für das Fischei.

Was die Organentwicklung betrifft, so veröffentlichte TIEDEMANN schon 1816 eine Schrift: Anatomie und Bildungsgeschichte des Gehirns im Foetus des Menschen, und stellte in richtiger Erkenntnis den seitdem oft geäußerten Grundsatz auf, daß „die vergleichende Anatomie und die Anatomie des Foetus den Ariadnefaden für dieses Labyrinth bildeten". Die Entwicklungsgeschichte der Sinnesorgane wird durch HUSCHKE (1832) gefördert, der die Entstehung des Hörbläschens und des Linsensäckchens aus grubenförmigen Einsenkungen der äußeren Haut entdeckte. Zahlreiche Bearbeiter hat die Entwicklungsgeschichte des Skeletts gefunden. Berechtigtes Aufsehen erregten die glänzenden Entdeckungen RATHKES über die Metamorphose des Viszeralskeletts, die Auffindung der Kiemenspalten bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren, sowie der Aortenbogen und ihrer Umbildung. Ergänzend schlossen sich hieran bald die nicht minder wichtigen Untersuchungen REICHERTS über die Entwicklung der Gehörknöchelchen aus dem Kiefer- und Zungenbeinbogen an. Auch die Entstehung der übrigen Teile des Kopfskelettes wurde von RATHKE, DUGES und REICHERT, von den beiden letzteren bei den Amphibien, bearbeitet. Endlich bildet noch ein Feld der ergiebigsten Forschungen die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane. Auch hier ist wieder als Bahnbrecher RATHKE anzuführen, der die WOLFFschen Körper genauer untersuchte und vieles aufklärte. Einen vorläufigen Abschluß führte dann JOHANNES MÜLLER herbei mit seiner berühmten, grundlegenden Schrift: Bildungsgeschichte der Genitalien aus anatomischen Untersuchungen an Embryonen des Menschen und der Tiere (1830). Gleichzeitig wurde von JOH. MÜLLER noch die Entwicklungsgeschichte der Drüsen durch seine Schrift: De glandularum secernentium structura penitiori gefördert.

Neben den verschiedenen Klassen der Wirbeltiere wurden allmählich auch die Wirbellosen auf ihre Entwicklung untersucht; die Mollusken von CARUS, die Insekten von HEROLD, die Crustaceen und Arachnoiden von RATHKE.

Um den rasch gewachsenen Schatz des Wissens zugänglicher zu machen, entstanden die ersten Lehrbücher der Entwicklungsgeschichte: C. E. VON BAER, Über Entwicklungsgeschichte der Tiere, Beobachtung und Reflexion, 1828—1837; VALENTIN, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen mit vergleichender Rücksicht der Entwicklung der Säugetiere und Vögel, 1835; BISCHOFF, Entwicklungsgeschichte der Säugetiere und des Menschen, 1842.

Die Charakteristik der vorliegenden Periode, schließe ich mit einigen Sätzen aus einer historischen Darstellung, welche VALENTIN (1835) in seinem Handbuch von den wissenschaftlichen Bestrebungen seiner Zeit gegeben hat, und welche lehrt, wie das Studium der Entwicklungsgeschichte namentlich in Deutschland zu einer führenden Macht geworden ist. „Fast alle in unserem Zeitalter tätigen und ausgezeichneten Physiologen und Anatomen", heißt es daselbst, „haben einen Teil ihrer vorzüglichsten Bestrebungen auf die individuelle Entwicklungsgeschichte gerichtet, der gegenüber als anderseitiges Problem die Entwicklungsgeschichte der Tierwelt, die vergleichende Anatomie, steht. Beide zusammen sind die Grundlagen, auf denen jede wahre und echte Erkenntnis der Natur des tierischen Lebens basiert werden muß. So zeigt sich die Idee der genetischen Beziehungen als das herrschende Element unserer heutigen physiologischen Leistungen, wie nicht minder der Gesamtheit alles wissenschaftlichen Strebens unserer Zeit."

b) Zweite Periode von SCHWANN und CHARLES DARWIN bis jetzt. In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts haben vor allen Dingen zwei Faktoren auf den sich noch weiter unaufhaltsam vollziehenden Aufschwung der entwicklungsgeschichtlichen Forschung einen mächtigen Einfluß ausgeübt, der in allen wichtigen Untersuchungen hervortritt. Der eine Faktor ist die Begründung der Zellentheorie durch SCHWANN, der zweite Faktor die durch DARWIN neubelebte Deszendenztheorie.

Das Urteil, welches JOH. MÜLLER von der Bedeutung der SCHWANNschen Entdeckungen für die Physiologie fällte: „Sie gehören zu den wichtigsten Fortschritten, welche je in der Physiologie gemacht worden sind: sie begründen erst eine bisher unmöglich gewesene Theorie der Vegetation und Organisation; die Fundamente sind nun geliefert", es gilt in gleichem, wenn nicht in noch höherem Maße für das Verhältnis der Zellentheorie zu der Entwicklungsgeschichte. Denn die Zelle ist der Baustein, mit dessen Hilfe die Natur die verschiedenen Arten der Lebewesen geschaffen hat. Was das Atom für den Chemiker, das sind die Zellen für den Embryologen, das Material, durch dessen Vereinigung alle Organe und Gewebe gebildet werden, gerade wie aus der Synthese verschiedenartiger Atome alle chemischen Körper entstehen.

Jetzt ließ sich Aufgabe und Ziel der entwicklungsgeschichtlichen Forschung viel klarer und schärfer formulieren als je zuvor. Die Aufgabe lautete: Auf welchem Wege werden Schritt für Schritt aus der Zelle als dem Elementarorganismus die verschiedenen Arten der Lebewesen von den einfachsten bis zu den am höchsten komplizierten gebildet?

Damit eröffnete sich ein weit ausgedehntes, ganz neues Arbeitsfeld, und zugleich bahnte sich neben der schon besprochenen Beziehung zur vergleichenden Anatomie eine neue Verbindung mit einer zweiten biologischen Schwesterdisziplin an, mit der mikroskopischen Anatomie. Denn für die neuen Aufgaben konnten die Methoden der älteren Embryologen, die Untersuchung der Embryonen mit Lupe und schwacher Vergrößerung, die Zergliederung mit Schere und Messer nicht mehr genügen. Je mehr die Zelle zum Ausgangs- und Mittelpunkt der Untersuchung wurde, um so mehr mußte der Forscher auch in der Entwicklungsgeschichte zu den verschiedenen Methoden greifen, welche auf dem Gebiete der mikroskopischen Anatomie mit ihren Fortschritten untrennbar verbunden sind. So wurde von Jahrzehnt zu Jahrzehnt die

embryologische Untersuchungstechnik eine vollkommenere und mannigfaltigere. Man griff zu den in der Histologie ausgebildeten Färbemethoden. Besonders wichtig aber wurde die Kunst, den Embryo in eine tadellose Serie von Querschnitten durch Benutzung vorzüglicher Mikrotome zu zerlegen. Mit der Schneidetechnik wurden besondere Methoden der Einbettung notwendig, welche für den Embryologen noch viel wichtiger als für den Histologen sind. Da es ferner zuweilen recht schwierig ist, sich aus einer großen Reihe von Schnitten ein annähernd richtiges Bild von der Form und den Lagebeziehungen embryonaler Organe zu bilden, hat man zu einer exakteren Lösung dieser Aufgabe besondere Rekonstruktionsmethoden ersonnen (His, Born). Auch die Photographie wurde als ein wichtiges Hilfsmittel in den Dienst der embryologischen Forschung gestellt.

Unter den sich neu darbietenden Aufgaben stehen jetzt zwei Fragen obenan: 1. welche Bedeutung hat das Ei, und 2. welche Bedeutung hat der an ihm schon früher entdeckte Furchungsprozeß im Lichte der Zellentheorie? Die erste Frage hat Schwann in seinen mikroskopischen Untersuchungen gleich selbst zu erörtern begonnen. Nachdem er es zuerst zweifelhaft gelassen hatte, ob das Keimbläschen nur der Kern einer Zelle oder selbst eine im Dotter entstandene Zelle und in diesem Fall die wesentlichste Grundlage des Embryo sei, entschied er sich schließlich mit richtigem Takt für die erstere Alternative. Doch blieb die zweite Ansicht im Kreise der Gelehrten längere Zeit die vorherrschende und wurde von Wagner, Valentin, Henle und Bischoff verfochten. Eine allgemeinere Übereinstimmung in den Anschauungen wurde erst nach langen Debatten herbeigeführt, als in der Histologie der Begriff „Zelle" überhaupt eine schärfere Fassung, namentlich auf Grund einer richtigeren Erkenntnis des Zellenbildungsprozesses, durch die Arbeiten von Nägeli, Kölliker, Remak, Leydig u. a. erhielt.

Eine besondere Schwierigkeit für die Zellentheorie verursachten die Eier mit gesondertem Bildungs- und Nahrungsdotter und mit partieller Furchung. Sind sie ebenfalls einfache Zellen oder etwas Zusammengesetzteres? Der Wendepunkt in dieser Frage ist wohl erst im Jahre 1861 eingetreten, als Gegenbaur in einem kleinen Aufsatze über den Bau der Wirbeltiereier mit partieller Dotterteilung den Satz scharf formulierte: „Die Eier der Wirbeltiere mit partieller Furchung sind somit keine wesentlich zusammengesetzteren Gebilde als die der übrigen Wirbeltiere; sie sind nichts anderes als zu besonderen Zwecken eigentümlich umgewandelte, kolossale Zellen, die aber nie diesen ihren Charakter aufgeben."

Nicht minder hat es langer Diskussionen bedurft, ehe die jetzt herrschende Lehre von der Bedeutung des Furchungsprozesses klar durchdacht und allgemein angenommen war. Zwar hatten schon Rusconi und Baer vor dem Erscheinen von Schwanns Zellentheorie erkannt, daß die Furchen am Froschei, welche Prévost und Dumas (1824) beschrieben hatten, durch den ganzen Dotter hindurchgehen und ihn in kleinere, für den Aufbau der Organe bestimmte Elemente zerlegen. Rusconi (1826) spricht von einer „division et subdivision de la substance du germe ou en d'autres termes, une opération au moyen de laquelle la nature prépare les molécules élémentaires des principaux systèmes". Besonders nahe der Wahrheit kam C. E. von Baer (1834). Als erste Regungen des Lebens im Froschei, das er als ein Individuum bezeichnet, beschreibt er Selbstteilungen, die sich solange fortsetzen,

bis die zahllosen neuen Individualitäten unendlich wenig Bedeutung haben und nur als Elementarteile eines neuen Individuums erscheinen.

Rusconi und Baer vermochten ihren vortrefflichen Beobachtungen und Deutungen keine größere wissenschaftliche Tragweite zu geben, weil ihnen noch die allgemeine Vorstellung von dem Aufbau der Pflanzen und Tiere aus lebenden Elementareinheiten, den Zellen fehlte. Schwann aber, der bald darauf (1839) diese Vorstellung für die Tiere durch seine Zellentheorie begründete, wußte wieder nichts mit den eben genannten Beobachtungen anzufangen. Hatte er doch von Schleiden die aus falschen Beobachtungen gewonnene, unglückliche Lehre vom Cytoblastem und von der freien Zellenbildung übernommen und sich ganz in den Gedankengang verirrt, daß sich die Zellen nach Art eines Kristallisationsprozesses aus einer Mutterlauge, sei es innerhalb bereits vorhandener Mutterzellen, sei es aus einer zwischen ihnen vorhandenen Bildungssubstanz, bilden sollten. Die verfehlte Cytoblastemlehre ist sowohl in der histologischen als embryologischen Literatur eine Quelle vieljähriger Irrtümer und Streitigkeiten geworden. Erst nachdem auf botanischem Gebiete Mohl den Vorgang einer Zellteilung bei Spirogyra genau beschrieben und Nägeli von umfassenderem Standpunkte aus reformatorisch gewirkt hatte, haben auf tierischem Gebiete vor allen Dingen Kölliker, Remak und Leydig sich das Verdienst erworben, das Verständnis der Furchung angebahnt und gezeigt zu haben, daß eine freie Zellenbildung nicht stattfindet, sondern alle Elementarteile in ununterbrochener Folge aus der Eizelle durch Teilung hervorgehen.

Bei der Klarlegung dieser fundamentalen Verhältnisse blieb ein Punkt indessen noch mehrere Jahre in Dunkel gehüllt, nämlich das Schicksal des Keimbläschens und die Rolle der Kerne beim Furchungsprozesse. Löst sich Keimbläschen und Kern vor jeder Teilung auf, wie es Reichert, Auerbach u. a. im Anschluß an die Botaniker behaupteten, oder teilt sich auch der Kern durch biskuitförmige Einschnürung, wie es die meisten Forscher (Baer, J. Müller, Kölliker, Gegenbaur usw.) annahmen? Hierüber haben uns erst die drei letzten Dezennien des 19. Jahrhunderts durch eine Reihe wichtiger mikroskopischer Entdeckungen belehrt. Unter ihnen sei besonders hervorgehoben der Nachweis von der Kontinuität der Kerngenerationen (Hertwig, Flemming), die Entdeckung des karyokinetischen Prozesses (Strasburger, Bütschli, Flemming, Hertwig, Fol, van Beneden u. a.), die Umwandlung des Keimbläschens in die Richtungsspindel und die Entstehung der Polzellen (Hertwig, Bütschli u. a.).

Wie auf das tierische Ei, fiel durch den Bund der Zellentheorie mit der Entwicklungslehre jetzt auch Licht auf die Natur der Samenfäden. Die in früherer Zeit ohne Erfolg diskutierte Frage, ob die Samenfäden Bestandteile des Tieres oder parasitische Infusorien seien, wurde zugunsten der ersten Alternative gelöst durch den von Kölliker (1841) erbrachten Nachweis, daß sie sich aus Hodenzellen entwickeln. Die hieran sich anschließenden schwierigeren Fragen der Histogenese, Umwandlung der einzelnen Bestandteile der Samenzelle in die Bestandteile des Samenfadens, fanden ihre Beantwortung durch die wichtigen Untersuchungen von La Valette, Flemming, Hermann u. a.

Durch die aus der Zellentheorie sich ergebenden neuen Gesichtspunkte empfing das Studium der Entwicklungslehre noch nach vielen anderen Richtungen Anregung und Vertiefung. Deutlich tritt dies

hervor in den ausgezeichneten „Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere“, von ROBERT REMAK, einem Werk, welches an Genauigkeit und Vielseitigkeit der Beobachtungen die Arbeiten BAERS noch übertrifft, wenn es auch an Tiefe und Tragweite der allgemeinen Gesichtspunkte hinter ihnen zurückbleibt. „Ich glaube eine Verpflichtung zu haben“, bemerkt REMAK in seinem Vorwort, „mittels der Erfahrungen und Fertigkeiten, welche ich mir bereits erworben, die immer schärfer sich umschreibende, selbst von BISCHOFFS Arbeiten nur wenig berührte Aufgabe, nämlich die Ergründung des Anteiles der Keimblätter an der Bildung der Organe und Gewebe, der Lösung entgegenzuführen.“ Wie jetzt zum ersten Male gezeigt wurde, liefern das äußere und das innere Keimblatt allein die epithelialen Überzüge des Körpers, die Epidermis und das Epithel des Darmkanals, ferner die epithelialen Bestandteile der aus ihnen sich durch Sprossung entwickelnden Drüsen. Diese werden daher auch als Epithelial- oder Oberhautdrüsen den drüsigen Gebilden des mittleren Keimblattes (Lymphdrüsen, Milz, Nebennieren) entgegengestellt. Wegen ihrer histogenetischen Leistungen werden das äußere und das innere Keimblatt als Hautsinnes- und als Darmdrüsenblatt bezeichnet. Als die wichtigste Leistung des mittleren Keimblattes wird die Bildung der Stützsubstanzen, der willkürlichen und unwillkürlichen Muskeln, der Blutgefäße und des Blutes, sowie der Geschlechtsprodukte erkannt und in der Bezeichnung „motorisch-germinatives Blatt“ zum Ausdruck gebracht.

REMAKS Versuch, die histogenetischen Leistungen der Keimblätter festzustellen, fand großen Beifall und veranlaßte viele Forscher zu Arbeiten in der gleichen Richtung.

Trotzdem ist die Histogenese ein Gebiet geblieben, auf welchem auch jetzt noch manche Fragen zu lösen sind, wie z. B. die Entstehung der Nervenfasern, des Blutes und der Blutgefäße.

Der andere Faktor, welcher der embryologischen Forschung in der zweiten Hälfte des Jahrhunderts ein besonderes Gepräge aufgedrückt hat, ist die von DARWIN ausgehende Bewegung, die durch seine Selektionshypothese wieder lebhafter angeregte Frage nach der Entstehung und Abstammung der Organismen. Zwar hat diese Frage schon unter der Herrschaft der Naturphilosophie am Anfang unseres Jahrhunderts, wie oben gezeigt wurde, die Naturforscher lebhaft beschäftigt; durch Verbindung vergleichend-anatomischer und vergleichend-embryologischer Forschungen hatte man schon versucht, die Metamorphosen der Organe in der Tierreihe und während der individuellen Entwicklung von genetischen Gesichtspunkten aus zu erklären. Doch war in den 50er Jahren die spekulative Richtung mehr zum Stillstand gekommen; man sah wohl ein, vielleicht auch unter dem Einfluß von C. E. VON BAERS Schriften, daß man mit der Abstammungsfrage auf ein Gebiet nicht näher zu beweisender Hypothesen geriet; gleichzeitig bot sich auch der Forschung mit der Begründung der Zelltheorie ein so unerschöpfliches und lohnendes Feld für wichtige Detailuntersuchungen dar, daß diese eine Zeitlang in der Zoologie, in der mikroskopischen Anatomie und der Entwicklungsgeschichte mehr in den Vordergrund traten.

Mit dem Darwinismus hat die Spekulation auf dem Gebiete der Entwicklungsgeschichte wieder neue Impulse erhalten, weniger durch DARWIN selbst als durch HAECKEL. Denn DARWIN ist in seinem ganzen Studiengang der vergleichend-anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Forschung in ihren Spezialproblemen nie näher ge-

treten. Dagegen hat HAECKEL durch seine zahlreichen wissenschaftlichen und populären Schriften zur raschen Verbreitung der neuen Lehre außerordentlich beigetragen, besonders aber hat er die vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte ganz in ihren Dienst zu stellen und zu wichtigen Beweismitteln der Deszendenztheorie zu machen gesucht, in seiner Generellen Morphologie, in seiner an weitere Kreise sich wendenden Anthropogenie und in seinen berühmten Schriften zur Gastraeatheorie.

Wie MECKEL und seine Anhänger, legt HAECKEL das größte Gewicht auf die Parallele, welche sich zwischen der Stufenfolge embryonaler Entwicklungsformen und der Reihe niederer und höherer Tierformen beim Studium der vergleichenden Anatomie und Systematik erkennen läßt. Zu beiden fügt er aber noch eine dritte Parallele hinzu, welche man aus den Ergebnissen der paläontologischen Forschung gewinnt. „In dem dreifachen Parallelismus der phyletischen (paläontologischen), der biontischen (individuellen) und der systematischen Entwicklung" erblickt HAECKEL „eine der größten, merkwürdigsten und wichtigsten allgemeinen Erscheinungsreihen der organischen Natur" (1866). Die Erklärung dieser „dreifachen genealogischen Parallele" bezeichnet er als das „Grundgesetz der organischen Entwicklung" oder kurz das „biogenetische Grundgesetz". Einen kurzen Ausdruck gibt er ihm in dem Satz: „Die Ontogenie ist eine Rekapitulation der Phylogenie, oder etwas ausführlicher: Die Formenreihe, welche der individuelle Organismus während seiner Entwicklung von der Eizelle an bis zu seinem ausgebildeten Zustande durchläuft, ist eine kurze gedrängte Wiederholung der langen Formenreihe, welche die tierischen Vorfahren desselben Organismus oder die Stammformen seiner Art von den ältesten Zeiten der sogenannten organischen Schöpfung an bis auf die Gegenwart durchlaufen haben" (1891).

HAECKEL läßt den Parallelismus zwischen beiden Entwicklungsreihen allerdings „dadurch etwas verwischt sein, daß meistens in der ontogenetischen Entwicklungsfolge vieles fehlt und verloren gegangen ist, was in der phyletischen Entwicklungskette früher existiert und wirklich gelebt hat". Denn „wenn der Parallelismus beider Reihen", fügt er dem Obigen weiter hinzu, „vollständig wäre, und wenn dieses große Grundgesetz von dem Kausalnexus der Ontogenese und Phylogenie im eigentlichen Sinne des Wortes volle und unbedingte Geltung hätte, so würden wir bloß mit Hilfe des Mikroskops und des anatomischen Messers die Formenreihe festzustellen haben, welche das befruchtete Ei des Menschen bis zu seiner vollkommenen Ausbildung durchläuft; wir würden dadurch sofort uns ein vollständiges Bild von der merkwürdigen Formenreihe verschaffen, welche die tierischen Vorfahren des Menschengeschlechtes von Anbeginn der organischen Schöpfung an bis zum ersten Auftreten des Menschen durchlaufen haben. Jede Wiederholung der Stammesgeschichte durch die Keimesgeschichte ist eben nur in seltenen Fällen ganz vollständig und entspricht nur selten der ganzen Buchstabenreihe des Alphabets. In den allermeisten Fällen ist vielmehr dieser Auszug sehr unvollständig, vielfach durch Ursachen, die wir später kennen lernen werden, verändert, gestört oder gefälscht. Wir sind daher meistens nicht imstande, alle verschiedenen Formzustände, welche die Vorfahren jedes Organismus durchlaufen haben, unmittelbar durch die Ontogenie im einzelnen festzustellen; vielmehr stoßen wir gewöhnlich auf mannigfache Lücken."

Haeckel unterscheidet daher in der Entwicklung zwei verschiedene Arten von Prozessen: 1. die palingenetischen und 2. die caenogenetischen. Die ersteren sind keimesgeschichtliche Wiederholungen oder solche Erscheinungen in der individuellen Entwicklungsgeschichte, welche durch die konservative Vererbung getreu von Generation zu Generation übertragen werden, und welche demnach einen unmittelbaren Rückschluß auf entsprechende Vorgänge in der Stammesgeschichte der entwickelten Vorfahren gestatten. „Caenogenetische Prozesse hingegen oder keimesgeschichtliche Störungen" nennt Haeckel „alle jene Vorgänge in der Keimesgeschichte, welche nicht auf solche Vererbung von uralten Stammformen zurückführbar, vielmehr erst später durch Anpassung der Keime oder der Jugendformen an bestimmte Bedingungen der Keimesentwicklung hinzugekommen sind. Diese caenogenetischen Erscheinungen sind fremde Zutaten, welche durchaus keinen unmittelbaren Schluß auf entsprechende Vorgänge in der Stammesgeschichte der Ahnenreihe erlauben, vielmehr die Erkenntnis der letzteren geradezu fälschen und verdecken."

In Haeckels Schriften werden Vererbung und Anpassung als die treibenden Faktoren des Entwicklungsprozesses bezeichnet. Das System ist der unendlich verzweigte Stammbaum der Organismen, und eine Hauptaufgabe des Forschers besteht darin, die Verbindungen der heutzutage existierenden Endzweige in richtiger Weise herzustellen. In der wirklichen Blutsverwandtschaft der Organismen ist die Erklärung für die morphologischen Erscheinungen zu suchen.

Auf der Abstammungshypothese fußend, ging man daran, den vergleichend-anatomischen Ergebnissen, Sätzen und Methoden eine phylogenetische Bedeutung unterzulegen. Wie das System zum Stammbaum, so wurde die alte vergleichend-anatomische Bezeichnung Homologie ein Ausdruck für Blutsverwandtschaft. Während man früher als homolog solche Teile bezeichnete, die nach Lage, Struktur und Entwicklung miteinander übereinstimmen, so erklärte man sie jetzt für Erbstücke von gemeinsamen Vorfahren. Die vergleichend-morphologischen Methoden wurden zu phylogenetischen, wie Strasburger (1874) in einem Vortrag: „Über die Bedeutung phylogenetischer Methoden für die Erforschung lebender Wesen" hervorhob, allerdings nicht ohne eine Einschränkung dabei zu machen. Denn er fügte hinzu: „Die von uns angewandten phylogenetischen Methoden unterscheiden sich im übrigen, was den Modus procedendi anbetrifft, nicht von den früheren; wie operieren immer noch mit den nämlichen Mitteln, die nur neu werden durch den Hintergrund, den wir ihnen geben."

Die eben skizzierten Anschauungen, die in einem geschlossenen System auftraten, haben auf eine ganze Generation von Forschern einen großen Einfluß ausgeübt und den Eifer für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen wohl noch mehr geweckt, als es vordem schon in so hohem Maße der Fall war. Mit Rücksicht auf phylogenetische Spekulationen wandte man sich mit besonderem Interesse dem Studium solcher Tiergruppen zu, in welchen man weniger abgeänderte, gemeinsame Stammformen im System zu erblicken geneigt war, überhaupt den sogenannten Verbindungsgliedern zwischen verschiedenen Klassen oder Typen. Man suchte die Urformen zu erforschen, deren Entwicklung als eine möglichst unverfälschte oder palingenetische angesehen werden konnte. Amphioxus und die Selachier insbesondere wurden bevorzugte

Objekte der Embryologen, das letztere Objekt, nachdem es schon GEGENBAUR zur Grundlage für seine Arbeiten über das Skelett gemacht hatte. Während vordem durch die Typenlehre von CUVIER und BAER der vergleichenden Morphologie gewisse Fesseln angelegt worden waren, so konnte jetzt die Vergleichung wieder freier und kühner hervortreten, wie zur Zeit als G. ST. HILAIRE seine Lehre sur l'unité de composition entwickelte und die These aufstellte, daß die Gliedertiere auf dem Rücken laufende Wirbeltiere seien. Jetzt wurde die Theorie der Keimblätter von den Wirbeltieren auch auf die Wirbellosen übertragen und in der Gastraeatheorie eine Grundform welche für alle Tiertypen gemeinsam ist, die Gastraea, aufgestellt. Beziehungen der Wirbeltiere zu den Anneliden, wie in den Segmentalorganen, ja selbst zu den Cölenteraten, wie in dem den Urmund umgebenden Nervenring, wurden aufgefunden.

Wenn ich als eine der wichtigsten treibenden Kräfte der entwicklungsgeschichtlichen Forschung die phylogenetischen Hypothesen besonders in der ihnen von HAECKEL gegebenen Form aufgeführt habe, so dürfen zur Vervollständigung des geschichtlichen Überblicks auch die Einwürfe nicht unerwähnt bleiben, die den neuen Bestrebungen von manchen Seiten gemacht worden sind. Da läßt sich als eine Einseitigkeit der phylogenetischen Richtung das allzu große Gewicht bezeichnen, welches von ihr auf die Abstammungsfrage, gewissermaßen als den Mittelpunkt embryologischer Forschung, gelegt wird. Wird doch dadurch die Hypothese zur Hauptsache in der Wissenschaft von der Entwicklung gemacht. Denn auf die Abstammungsfragen können nur hypothetische Antworten der Natur der Beweismittel nach gegeben werden. Von keiner der drei Parallelerscheinungen, auf welchen das biogenetische Grundgesetz aufgebaut ist, können wir erfahren, wie in Wirklichkeit die entfernte Vorfahrenform irgendeiner Tierart ausgesehen hat.

Einmal ist aus der Beschaffenheit der jetzt lebenden, niederen und höheren Organismen kein sicherer Schluß auf die Beschaffenheit vorausgegangener Ahnenformen irgendeiner Tierart zu ziehen. Denn, wie GEGENBAUR richtig bemerkt: „so wenig wir die Urahnen einer Familie oder die Voreltern eines Volkes unter der Generation der Lebenden suchen, so wenig dürfen wir daran denken, unter der lebenden Tierwelt dieselben Formen in unveränderter Gestalt zu entdecken, die für diese oder jene Abteilung der Ausgang der Differenzierung gewesen sind."

Ebensowenig aber ist ein sicherer Schluß auf die spezielle Organisation entfernter Vorfahrenformen auf Grund der Stufenfolgen einer individuellen Entwicklung möglich. Denn, streng genommen, ist jedes Embryonalstadium, wenn wir der Terminologie von HAECKEL folgen ein caenogenetisches, und nichts ist sicherer, als daß Formen, wie sie jetzt als Stadien in einer Ontogenie beobachtet werden, in der Vorzeit als Ahnenformen nie existiert und nie den Abschluß einer individuellen Entwicklung gebildet haben können.

Wie OSCAR HERTWIG in verschiedenen Schriften eingehender durchgeführt hat, sind einige Änderungen an der von HAECKEL gegebenen Fassung des biogenetischen Grundgesetzes vorzunehmen. Wir müssen den Ausdruck: „Wiederholung von Formen ausgestorbener Vorfahren" fallen lassen und dafür setzen: „Wiederholung von Formen, welche für die organische Entwicklung gesetzmäßig sind und vom Einfachen zum Komplizierteren fortschreiten. Wir müssen den Schwer-

punkt darauf legen, daß in den embryonalen Formen ebenso wie in den ausgebildeten Tierformen allgemeine Gesetze der Entwicklung der organisierten Lebenssubstanzen zum Ausdruck kommen."

„Nehmen wir, um diesen Gedankengang klarer zu machen, die Eizelle. Indem jetzt die Entwicklung eines jeden Organismus mit ihr beginnt, wird keineswegs der alte Urzustand rekapituliert aus der Zeit, wo vielleicht nur einzellige Amöben auf unserem Planeten existierten. Denn die Eizelle z. B. eines jetzt lebenden Säugetieres ist kein einfaches und indifferentes, bestimmungsloses Gebilde, als welches sie zuweilen hingestellt wird, sondern sie ist das außerordentlich komplizierte Endprodukt eines sehr langen, historischen Entwicklungsprozesses, welchen die organisierte Substanz seit jener hypothetischen Epoche der Einzelligen durchgemacht hat. Die Eizelle von jetzt und ihre einzelligen Vorfahren in der Stammesgeschichte sind daher nur, insofern sie unter den gemeinsamen Begriff der Zelle fallen, miteinander vergleichbar, im übrigen aber in ihrem eigentlichen Wesen außerordentlich verschieden voneinander. Was von der Eizelle, gilt in derselben Weise von jedem folgenden Embryonalstadium." Denn nach der zutreffenden Bemerkung von C. E. v. Baer „ist nie der Embryo einer höheren Tierform einer anderen Tierform gleich."

Wenn ein Systematiker einen einfachen Hydroidpolypen und die nur in geringfügigen Merkmalen unterschiedenen Gastrulaformen eines Seesterns, eines Brachiopoden, einer Sagitta, eines Amphioxus auf Grund ihrer Ähnlichkeit im Tiersystem zu einer Gruppe der Gasträaden vereinigen wollte, so würde er handeln wie ein Chemiker, der alle möglichen weiß aussehenden und in Nadeln kristallisierenden chemischen Körper zu einer Gruppe im chemischen System zusammenstellte, obwohl sie alle mit einer ganz verschiedenen, vom Laien allerdings nicht erkennbaren und auch nicht nachzuweisenden Molekularstruktur versehen sind. Wie in der chemischen Systematik nicht ein grob in das Auge springendes Merkmal als Einteilungsprinzip zu verwerten ist, so auch bei der Einordnung der äußerlich ähnlichen Gastrulaformen. Denn die Gastrula eines Echinodermen, eines Cölenteraten, eines Brachiopoden, eines Amphioxus trägt trotz aller äußeren Ähnlichkeit stets der Anlage nach und als solche für uns nicht erkennbar die Merkmale ihres Typus, ihrer Klasse, ihrer Ordnung und ihrer Spezies an sich, nur noch im unentwickelten Zustand; alle Gastrulastadien sind also in Wahrheit ebenso weit voneinander unterschieden, wie die nach allen ihren Merkmalen ausgebildeten Lebewesen.

Daß gewisse Formzustände in der Entwicklung der Tiere mit so großer Konstanz und in prinzipiell übereinstimmender Weise wiederkehren, liegt hauptsächlich daran, daß sie unter allen Verhältnissen die notwendigen Vorbedingungen liefern, unter denen sich allein die folgende höhere Stufe der Ontogenese hervorbilden kann. Der einzellige Organismus kann sich seiner ganzen Natur nach in einen vielzelligen nur auf dem Wege der Zellenteilung umwandeln. Daher muß bei allen Metazoen die Ontogenese mit einem Furchungsprozeß beginnen, und ähnliches läßt sich von jedem folgenden Stadium sagen.

So führt uns die Vergleichung der ontogenetischen Stadien der verschiedenen Tiere teils untereinander, teils mit den ausgebildeten Formen niederer Tiergruppen zur Erkenntnis allgemeiner Gesetze, von welchen der Entwicklungsprozeß der organischen Materie beherrscht wird.

Es ist daher auch nicht zu billigen, wenn man den Begriff der Homologie mit dem Begriff wirklicher Blutsverwandtschaft zu verquicken und aus ihm zu erklären sucht. Denn dadurch macht man für das ganze Lehrgebäude der vergleichenden Morphologie die Hypothese zur Grundlage; vielmehr hat die vergleichende Anatomie und vergleichende Entwicklungsgeschichte die Organismen nur nach dem Maßstabe ihrer größeren und geringeren Ähnlichkeit, wobei allerdings alle Organisationsverhältnisse zu berücksichtigen sind, die Organe nach ihren Lagebeziehungen, ihrem Bau und der Art ihrer Entwicklung zu vergleichen und hieraus allgemeine Regeln zu ziehen, zu welchen sich dann in zweiter Reihe noch die Frage nach Abstammung und Blutsverwandtschaft als etwas Hypothetisches hinzugesellen kann.

Ebenso verbietet es sich, die vergleichend-morphologischen kurzweg als phylogenetische Methoden zu bezeichnen. Schon 1875 hat sich hierüber Alexander Braun in folgender Weise geäußert: „Es ist begreiflich, daß man die Bedeutung des neuen Standpunktes überschätzte und von der Abstammungslehre mehr erwartete, als sie zu leisten fähig ist, daß man in ihrer Anwendung eine neue Methode gefunden zu haben glaubte, wo es sich in der Tat nur um ein Resultat der früheren Methode und einen dadurch erweiterten Gesichtspunkt handelte."

„Nicht die Deszendenz ist es, welche in der Morphologie entscheidet, sondern umgekehrt, die Morphologie hat über die Möglichkeit der Deszendenz zu entscheiden." „Dieselbe Verkennung der von der Abstammungslehre unabhängigen Bedeutung der Morphologie liegt in der Behauptung, daß von einer Homologie der Organe nur die Rede sein könne unter der Voraussetzung gemeinsamer Abstammung oder, wie Strasburger sich ausdrückt, daß die Vergleichung selbst schon Phylogenese sei, da sie nur unter der Voraussetzung gelte, daß man es mit Dingen von gleichem Ursprung zu tun habe. Es kommt darauf an, was man unter gleichem Ursprung versteht. Den Würfeln, in welchen das Kochsalz kristallisiert, wird man den gleichen Ursprung nicht absprechen, aber von einer gemeinsamen Abstammung derselben von einem Urwürfel des Kochsalzes wird man nicht reden können. So könnte man auch im Gebiete des Organischen eine gleiche Art des Ursprungs typisch übereinstimmender Formen sich denken ohne äußeren Zusammenhang der Entwicklung" —.

Wenn wir auf die zweite Periode der entwicklungsgeschichtlichen Forschung von der Mitte des 19. Jahrhunderts bis zur Jetztzeit einen Rückblick werfen, so muß der erstaunliche Umfang der in fünf Dezennien geleisteten wissenschaftlichen Arbeit rühmend hervorgehoben werden. Ein sehr umfangreiches Wissensmaterial ist auf dem Gebiete der Entwicklungslehre zusammengetragen, gesichtet und unter allgemeine Gesichtspunkte gebracht worden. Vertreter zahlreicher Ordnungen sowohl von Wirbeltieren wie von Wirbellosen wurden auf ihre Entwicklung von den verschiedensten Forschern zu wiederholten Malen und mit verbesserten Methoden untersucht. In die Entwicklung eines jeden Organsystems wurden mehr oder minder vollständige Einblicke gewonnen. So wird es denn jetzt immer schwieriger, auf dem Gebiet der Organogenese neue, grundlegende Entdeckungen zu machen.

2. Die physiologische Richtung in der entwicklungsgeschichtlichen Forschung.

Auch von physiologischen Gesichtspunkten aus kann man den Entwicklungsprozeß der Organismen in verschiedener Weise zum Gegenstand wissenschaftlichen Studiums machen. Nicht zufrieden mit der anatomischen Untersuchung und Vergleichung der entwickelten und in Entwicklung begriffenen Formen der Lebewesen, mit den Gesetzen und mit dem System, das man auf diese Weise erhält, wirft man auch noch die Frage nach den Ursachen auf, welche den Entwicklungsprozeß bewirken. Man versucht, wie His sich ausdrückt, „jede Entwicklungsstufe mit allen ihren Besonderheiten als notwendige Folge der unmittelbar vorangegangenen" zu begreifen (1874, S. 2). Zu der reinen Beobachtung tritt hier als wichtiges Hilfsmittel das biologische Experiment hinzu. Man kann diese Seite der Entwicklungslehre wohl am passendsten als Entwicklungsphysiologie oder auch als experimentelle Entwicklungslehre von der vergleichend-morphologischen Richtung unterscheiden.

Schon der früher beschriebene Versuch C. Fr. Wolffs, die Entwicklung eines Organismus durch die Wirkungen seiner Vis essentialis, aus Strömungen eines Säftegemisches nach besonderen Wachstumspunkten hin und aus Attraktion und Repulsion verschiedener Stoffe zu erklären, läßt sich als eine entwicklungs-physiologische Hypothese bezeichnen. Später hat sich Lotze in seiner „allgemeinen Physiologie des körperlichen Lebens" (1851) wieder eingehender mit den Ursachen der Gestaltbildung beschäftigt. Nach ihm hat His der auf der Deszendenztheorie fußenden, phylogenetischen Richtung die Aufgaben einer besonderen Entwicklungsphysiologie entgegengehalten in seinen Briefen an einen befreundeten Naturforscher: Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung (1874). Ausgehend von Experimenten am Froschei stellte hierauf Roux ein Arbeitsprogramm für eine Forschungsrichtung auf, der er den Namen „Entwicklungsmechanik" gab; auch suchte er durch Gründung eines eigenen „Archivs für Entwicklungsmechanik der Organismen" die Arbeiten der physiologischen Richtung, die bis dahin in anderen Zeitschriften zerstreut erschienen waren, in einem Brennpunkt zu vereinigen.

Wenn wir nach den Errungenschaften auf diesem Gebiete im 19. Jahrhundert fragen, so ist an erster Stelle auf die grundlegenden Entdeckungen hinzuweisen, durch welche die Physiologie der Zeugung ein ganz neues Aussehen gewonnen hat. Der alte Streit der Animalkulisten und Ovisten fand jetzt erst seine befriedigende Lösung durch die genaue Feststellung der Erscheinungen des Befruchtungsprozesses. Am Echinodermenei wurde durch Oscar Hertwig (1875) der Nachweis geführt, daß ein Samenfaden in den Dotter eindringt, daß sein Kopf, welcher aus Chromatin besteht und nach den älteren Untersuchungen von la Valette vom Kern der Samenbildungszelle abstammt, zu einem Samenkern wird, daß Ei und Samenkern einander entgegenwandern und durch ihre Vereinigung den Keimkern liefern, von welchem die weiteren Entwicklungsvorgänge beherrscht werden. Somit haben sowohl die Ovisten als die Animalkulisten in gewissem Sinne recht behalten, die einen, wenn sie das neue Geschöpf vom Ei, die anderen, wenn sie es vom Samenfaden herleiteten. Nur ist jetzt die Vorstellung eines Geschöpfes en miniature durch den Begriff der An-

lagesubstanz ersetzt worden. Durch den Nachweis, daß bei der Zeugung eine väterliche und eine mütterliche Anlage sich vereinigen, war jetzt in befriedigender Weise eine materielle Grundlage für die Tatsache gewonnen, daß das Kind ein Mischprodukt aus den Eigenschaften seiner beiden Erzeuger darstellt, und so eine Schwierigkeit beseitigt, derer Gewicht HALLER, BONNET und andere Evolutionisten wohl empfanden, aber auch durch Hilfshypothesen nicht zu beseitigen wußten.

Eine außerordentlich umfangreiche Literatur ist seit 1875 über die Befruchtung und die mit ihr in Zusammenhang stehenden Prozesse entstanden. Durch zahlreiche Untersuchungen wurde die Gesetzmäßigkeit der Befruchtungsvorgänge für das Pflanzenreich durch STRASBURGER und GUIGNARD usw., für das Tierreich durch FOL, FLEMMING, SELENKA, VAN BENEDEN, BOVERI und viele andere, für Protozoen durch RICHARD HERTWIG und MAUPAS festgestellt. Ferner wurde unsere Erkenntnis des Prozesses auch noch weiter vertieft 1. durch die von E. VAN BENEDEN (1883) entdeckte Tatsache, daß Ei- und Samenkern genau äquivalente Mengen von färbbarer Kernsubstanz zur Konstituierung des Keimkerns liefern, und 2. durch den gleichfalls von ihm geführten Nachweis, daß bei der Teilung der Eizelle die beiden Tochterzellen infolge der Längsspaltung der im Keimkern vorhandenen Chromosomen väterlicher und mütterlicher Herkunft gleich viel Kernsubstanz von beiden Eltern erhalten. Hierzu gesellte sich bald auch noch die Entdeckung der Reduktionsteilung bei der Bildung der Polzellen des Eies durch VAN BENEDEN, BOVERI, WEISMANN, O. HERTWIG, VOM RATH, RÜCKERT, HAECKER, BRAUER u. a. Eine wesentliche Vertiefung gewann bald darauf unsere Kenntnis von der Bedeutung des Reduktionsprozesses durch die gleichzeitig von PLATNER und besonders von O. HERTWIG gemachte Entdeckung, daß wie in der Ovogenese auch in der Spermiogenese eine Reduktion in genau entsprechender Weise stattfindet. In seiner 1890 erschienenen Untersuchung „Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden" hat HERTWIG zum erstenmal Punkt für Punkt den Nachweis geführt, daß genau dieselben Zellgenerationen sowohl in der Ovogenese wie in der Spermatogenese aufeinanderfolgen und daß namentlich ein der Bildung der Polzellen entsprechender Prozeß mit seinen eigentümlichen Kernveränderungen (Reduktionsteilung) auch bei der Entstehung der Samenfäden unterschieden werden muß.

Die beim Studium des Befruchtungsprozesses neu gewonnenen Tatsachen wurden die Grundlage für eine Theorie der Vererbung, welche O. HERTWIG (1884) und STRASBURGER (1884) gleichzeitig und unabhängig voneinander veröffentlichten. Beide stellten die Hypothese auf, daß Ei- und Samenkern die Träger der mütterlichen und der väterlichen Erbmasse oder der von NÄGELI „Idioplasma" genannten Substanz sind. Als Beweise für diese Auffassung führte O. HERTWIG an: 1. den Verlauf des Befruchtungsprozesses, 2. die Äquivalenz der von den beiden Erzeugern bei der Befruchtung zusammentretenden Kernstoffe, 3. die an keiner Stelle unterbrochene Kontinuität der Kerngenerationen, 4. die komplizierten Erscheinungen der Karyokinese, welche auf eine gleichmäßige Verteilung der Kernsubstanzen hinauslaufen. In der Erbmasse erblickten HERTWIG und NÄGELI eine hochorganisierte Substanz von einer verwickelten micellaren Struktur.

Noch in vielen anderen Richtungen erfuhr die Physiologie der Zeugung einen weiteren Ausbau. Die von BONNET entdeckte Parthenogenese wurde in ihrem Vorkommen und in ihrer Abhängigkeit von

äußeren Faktoren im Tierreich genauer studiert, vor allen Dingen von SIEBOLD und WEISMANN; dabei wurde die interessante Tatsache festgestellt, daß parthenogenetische Eier nur einen Richtungskörper bilden (WEISMANN, BLOCHMANN, BRAUER usw.). Besonderes Aufsehen erregte es, als von R. HERTWIG, LOEB, YVES DELAGE, BATAILLON u. a. gezeigt wurde, daß unbefruchtete Eier einiger Wirbellosen (Seeigel, Seesterne, Chaetopterus) sich durch experimentelle Eingriffe verschiedener Art, durch chemische Substanzen, durch Schütteln, durch rasche Erwärmung und Erniedrigung der Temperatur, oder daß die Eier einiger Amphibien sich durch Anstich mit scharfer Nadel zur Entwicklung anregen lassen. Außer der normalen oder natürlichen hat man daher auch eine experimentelle oder künstliche Parthenogenese unterschieden.

Die Erscheinungen der Bastardbefruchtung wurden an Echinodermen, Amphibien, Säugetieren, Vögeln und anderen Tieren durch OSCAR und RICHARD HERTWIG, PFLÜGER, BORN, POLL u. a. untersucht.

In ganz hervorragendem Maße aber wurde dies Gebiet durch GREGOR MENDEL gefördert, welcher die Entwicklung von Pflanzenbastarden durch mehrere Generationen hindurch verfolgte und hierbei in der Vererbung der väterlichen und mütterlichen Eigenschaften Gesetzmäßigkeiten beobachtete, welche man jetzt zu Ehren ihres Entdeckers als die MENDELschen Regeln bezeichnet. Ihre Gültigkeit wurde auch für das Tierreich im letzten Jahrzehnt durch HAACKE, BATESON, DAVENPORT, A. LANG u. a. nachgewiesen. Auch in die Geheimnisse der vegetativen Affinität, mit welcher sich bisher fast ausschließlich Botaniker an Pflanzen beschäftigt hatten, versuchten einzelne Forscher jetzt auf tierischem Gebiete Einblicke zu gewinnen, BORN, indem er Teilstücke von Embryonen verschiedener Amphibien durch Pfropfung zu vereinigen suchte, WETZEL und JOEST, von denen der eine gleiche Experimente mit verschiedenen Hydra-Arten, der andere mit verschiedenen Arten von Regenwürmern ausführte, PAUL BERT, indem er die Schwanzspitze von einem Nagetier in die Haut anderer verwandter Nager verpflanzte.

Eine besondere Aufgabe haben die Vertreter der Entwicklungsphysiologie mit Recht in der genaueren Erforschung der embryonalen Wachstumsvorgänge gesucht. In den schon erwähnten Briefen hat HIS das „Prinzip des ungleichen Wachstums" aufgestellt und auf die Notwendigkeit hingewiesen, durch Ausführung von Messungen sich hierüber genauer zu unterrichten; er selbst hat auch mehrere solcher Untersuchungen ausgeführt. Bald nach der Entdeckung der Karyokinese und der Einführung verbesserter Methoden zu ihrer Darstellung erkannte man, daß ein ausgezeichnetes Mittel zum Studium der Orte beschleunigten Wachstums der Nachweis der Zahl der Kernteilungsfiguren sei (ALTMANN, BIZZOZERO, KEIBEL u. a.).

Man hat die durch ungleiches Wachstum bedingten Vorgänge, welche zur Entstehung der verschiedensten Organe führen, in zwei Gruppen geteilt, in die Faltenbildung (Aus- und Einstülpung) epithelialer Lamellen, und in die Auswanderung von Zellen aus dem epithelialen Verbande. Nachdem schon PANDER (1817) die Bedeutung der Faltenbildung für die Entstehung der Organe klar erkannt hatte, haben sich HIS, RAUBER, OSCAR und RICHARD HERTWIG mit ihr eingehender beschäftigt. Letztere (1879—1881) untersuchten in ihren Schriften zur Blättertheorie die Cölenteraten und fanden in ihnen ein ausgezeichnetes Objekt, in dessen ganzer Organisation sich das Prinzip

der Faltenbildung epithelialer Lamellen bis in das kleinste Detail auf das klarste durchgeführt zeigt. Auch läßt sich hier als physiologische Ursache für das ungleiche Wachstum einer Zellmembran das ungleiche Funktionieren ihrer verschiedenen Abschnitte erkennen. Es werden nämlich Teile einer Membran stärker wachsen und sich einfalten müssen, wenn sie vermöge ihrer Lage mehr als benachbarte Strecken für irgendeinen besonderen Zweck funktionell in Anspruch genommen werden.

Unter den Wachstumsvorgängen haben die überraschenden Tatsachen der Regeneration schon in früher Zeit das lebhafteste Interesse der Physiologen auf sich gezogen. Nachdem die ersten grundlegenden Beobachtungen durch Trembley, Bonnet, Spallanzani, Réaumur an Hydra, an Lumbricinen und Naiden, an Amphibien, Eidechsen und an Krebsen gesammelt worden waren, haben in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts Blumenbach und Dugès die Lehre von der Regeneration weiter gefördert, namentlich aber ist ihr eine größere Beachtung wieder in den letzten Jahrzehnten zuteil geworden.

Als besonders erfolgreiche Forscher auf diesem Gebiet sind Loeb, Wolff, Morgan hervorzuheben. An experimentelle Errungenschaften der Botaniker anknüpfend, hat Loeb (1891/92) die durch Abtrennung oder Verletzung von Körperteilen hervorgerufenen Wachstumsvorgänge in die Regenerationen im engeren Sinne und in die Heteromorphosen eingeteilt. Von einer Regeneration spricht er, wenn das verloren gegangene Organ von der Wundstelle aus in der früheren Weise wieder neu gebildet, also einfach ersetzt wird; dagegen liegt eine Heteromorphose vor, wenn infolge besonderer, meist nicht näher zu analysierender Bedingungen neue Organe gebildet werden, welche dem betreffenden Orte oder dem produzierenden Gewebe ursprünglich fremd sind. Durch sinnreiche Experimente hat Loeb eine größere Auswahl interessanter Heteromorphosen bei Hydroidpolypen, bei Cerianthus, bei Ascidien hervorzurufen verstanden. — Große Verwunderung rief in Anatomenkreisen die von Colucci und Wolff gemachte, von Erik Müller u. a. bestätigte Entdeckung hervor, daß im Auge der Tritonen nach vollständiger Extraktion der Linse eine vollkommene normale neue Linse entsteht, aber jetzt nicht von ihrem ursprünglichen Mutterboden aus, sondern von einem mit der ontogenetischen Linsenentwicklung in gar keiner Beziehung stehenden Orte, nämlich von dem Epithel des oberen Irisrandes.

Wenn man von einem allgemeineren Standpunkte aus nach den Ursachen fragt, welche die Besonderheiten eines Entwicklungsprozesses und des Wachstums bewirken, so kann man dieselben in zwei große Gruppen einteilen, in die äußeren und in die inneren Faktoren der organischen Entwicklung. Eine Übersicht über dieselben haben Spencer (1876) in seinen Prinzipien der Biologie und Oscar Hertwig (1898) in seiner allgemeinen Biologie (III. Auflage 1909) gegeben. Beide Faktoren sind in gewissem Maße dem Experiment zugänglich.

Über die äußeren Faktoren der Entwicklung liegt eine Reihe experimenteller Untersuchungen aus den letzten Jahrzehnten vor, nachdem zuvor schon auf botanischem Gebiete Sachs, Pfeffer u. a. erfolgreich vorgegangen waren. Der Einfluß von Licht, Wärme, Schwerkraft, Druck, Zug, chemischen Stoffen auf den Ablauf der tierischen Entwicklung wurde von Roux, Schultze, Oscar und Richard Hertwig, Dareste, Dorfmeister, Weismann, Merisfield, Nussbaum, Maupas,

Herbst, Kassowitz, Gies, Pouchet und Chabry, Schmankewitsch, Wegner, Przibram, Kammerer usw. untersucht.

Viel wichtiger als die äußeren sind bei den Tieren die inneren Faktoren der organischen Entwicklung, d. h. die Ursachen, die in der spezifischen Organisation der Anlagesubstanz gegeben sind und bewirken, daß jeder Entwicklungsprozeß in artgemäßer Weise nach einem bestimmten Ziele seinen Ablauf nimmt. Wie dies geschieht, ist seit 20 Jahren viel diskutiert worden und hat zu einer Reihe wichtiger Experimente sowie zur Ausarbeitung mehrerer Theorien geführt, in denen sich vornehmlich zwei entgegengesetzte Standpunkte vertreten finden.

Der eine Standpunkt ist in der von Weismann (1892) veröffentlichten Keimplasmatheorie am schärfsten vertreten worden. Wie schon andere Forscher vor ihm, nimmt Weismann an, daß im Ei, und zwar in seinem Zellenkern, eine besondere Substanz, das Keimplasma, unterschieden werden muß, welches Träger der erblichen Eigenschaften jeder Organismenart ist. Er läßt es aus sehr vielen verschiedenen Stoffteilchen zusammengesetzt sein, da nach seiner Annahme in ihm alle Zellen oder Zellgruppen, welche selbständig vom Keim aus veränderlich sind, also alle einzelnen Gewebs- und Organzellen des ausgebildeten Organismus, durch kleine, besondere Einheiten, die Determinanten, vertreten werden, deren Zahl sich auf viele Hunderttausende belaufen kann. Die Determinanten sind die Träger der Zelleigenschaften; sie bauen sich, da die Eigenschaften einer Zelle verschiedenartige sein können, selbst wieder aus noch kleineren Einheiten, den Biophoren, auf, durch welche je eine einzelne Eigenschaft der Zelle repräsentiert wird. Ferner läßt Weismann die Determinanten im Keimplasma fest lokalisiert und zu einer komplizierten Architektur verbunden sein. Er nennt die so entstandene höhere Einheit ein Id. Sie ist der Inbegriff aller zum Aufbau eines Individuums der Art nötigen Determinanten.

Biophoren, Determinanten, Iden, Architektur des Keimplasmas sind Annahmen, gemacht zu dem Zwecke, um mit ihnen die Frage nach den Ursachen der morphologischen und histologischen Sonderung, die sich im Entwicklungsprozeß des Eies vollzieht, zu erklären. Hierzu dient die Hypothese, daß die Determinanten beim Entwicklungsprozeß durch einen im Ei ebenfalls vorausbestimmten und geregelten, aber seiner Natur nach durchaus unbekannten und rätselhaften Mechanismus allmählich wieder auseinandergelegt und auf die einzelnen Zellen, die sie nun in ihrem Charakter bestimmen, verteilt werden. Nach der Vorstellung von Weismann „spaltet sich das Keimplasma-Id, wenn der Furchungsprozeß beginnt, wenn nicht stets, so doch bei sehr vielen Zell- und Kernteilungen, in immer kleinere Gruppen von Determinanten, so daß an Stelle einer Million verschiedener Determinanten, die etwa das Keimplasma-Id zusammensetzen möge, auf der folgenden ontogenetischen Stufe jede Tochterzelle deren nur noch eine halbe Million, jede der darauf folgenden Stufen nur eine viertel Million usw. enthält. Zuletzt bleibt in jeder Zelle nur noch eine Art von Determinanten übrig, welche die betreffende Zelle oder Zellengruppe zu bestimmen hat".

Als das Mittel, dessen sich die Natur zu dem wunderbar verwickelten Zerlegungsprozesse des Keimplasmas bedient, bezeichnet Weismann die Zell- und Kernteilung. Er unterscheidet nämlich zwei Arten derselben, eine erbgleiche oder integrelle und eine erbungleiche oder differentielle.

Die erbgleiche Teilung beruht auf einer Verdoppelung der Determinanten durch Wachstum und auf ihrer ganz gleichmäßigen Verteilung auf die Idhälften, welche sich bei der Karyokinese bilden und voneinander trennen; sie tritt bei Embryonalzellen und später bei Gewebezellen ein, welche Tochterzellen der gleichen Art hervorbringen.

Die erbungleiche Teilung dagegen wird durch ungleiche Gruppierung der Determinanten während ihres Wachstums eingeleitet: infolgedessen spalten sich die Iden derartig, daß ihre Determinanten in sehr verschiedenen Kombinationen auf die Tochter-Iden übertragen werden. Diese Art der Halbierung des Keimplasmas spielt bei der Umwandlung des Eies in den fertigen Organismus die eigentliche Hauptrolle. Nur durch ihre richtige Funktionierung ist es möglich, daß die im Keimplasma eingeschlossenen, zahllosen Determinanten so entwickelt werden, daß sie, zur rechten Zeit an den richtigen Ort gebracht, die morphologische und histologische Sonderung der vom Ei abstammenden Zellen bewirken.

Den WEISMANNschen verwandte, aber nicht so in das Spezielle ausgearbeitete Ansichten hat ROUX, veranlaßt durch Experimente am Froschei, in seiner Mosaiktheorie ausgesprochen.

Der entegengesetzte Standpunkt wird von NÄGELI, von OSCAR HERTWIG (1898) und von DRIESCH vertreten und hat besonders in der Theorie der Biogenesis (O. HERTWIG) eine eingehendere Begründung unter Zurückweisung der WEISMANNschen Annahmen gefunden. Der Gedankengang der „Biogenesis" ist in wenigen Sätzen folgender:

Da alle Organismen während ihrer Entwicklung einmal den einzelligen Zustand durchlaufen, so sind in diesem alle konstanten oder wesentlichen Merkmale, durch welche sich Art von Art unterscheidet, in ihrer einfachsten Form enthalten oder gewissermaßen auf ihren einfachsten Ausdruck gebracht. Es gibt daher überhaupt so viele voneinander grundverschiedene Arten von Zellen, als es verschiedene Arten von Pflanzen und Tieren gibt. Dies führt zur Annahme, daß die Zellen eine feinere, unser Erkenntnisvermögen zurzeit übersteigende ultramikroskopische oder, nach NÄGELI, eine micellare Organisation besitzen müssen, vermöge welcher sie Träger der Arteigenschaften sind. Im einzelnen ist es aber wohl nicht möglich, sich jetzt schon eine Vorstellung von ihrer Organisation zu machen, wie es WEISMANN mit seiner Id- und Determinantenlehre getan hat, da doch jede empirische Grundlage hierfür fehlt; dagegen lassen sich im Hinblick auf Erscheinungen des Befruchtungsprozesses Gründe für die Ansicht geltend machen, daß die Substanz, welche Träger der Arteigenschaften ist und im Zeugungsprozesse als Erbmasse (Idioplasma) von den Eltern auf das Kind übertragen wird, im Zellenkern eingeschlossen ist.

Den Hauptdifferenzpunkt zur Keimplasmatheorie von WEISMANN bildet die Antwort auf die Frage, wie aus der Zelle und ihren unsichtbaren Arteigenschaften die zusammengesetzte Organismenart oder die Individualität höherer Ordnung mit ihren sichtbaren Arteigenschaften hervorgeht. **Die Theorie der Biogenesis verwirft die von WEISMANN gemachte fundamentale Annahme von der erbungleichen Teilung der Zelle und mit ihr die ganze Determinantenlehre, weil sie mit einer der ersten Grundlehren der Zeugung in Widerspruch steht. Denn eine physiologische Grundeigenschaft eines jeden Lebewesens ist das Vermögen, seine Art zu erhalten. Die Zelle, welche einem**

übergeordneten Organismus den Ursprung gibt, kann sich nur durch erbgleiche Teilung vermehren und produziert nur auf diesem Wege die unzähligen Generationen von Zellen, welche alle Träger der Arteigenschaften oder der Erbmasse sind.

Die Erklärungsgründe, welche WEISMANN durch den erkünstelten Prozeß der Auseinanderlegung der im Idioplasma vereinten Determinanten zu gewinnen versucht hat, sind in dem Prozeß der sozialen Vereinigung der Zellen mit ihrer Arbeitsteilung und Integration zu suchen. Denn der sich vermehrende, aus artgleich organisierten Einheiten zusammengesetzte Verband nimmt bei seinem Wachstum bestimmte Formen an, welche auf jeder Stufe des Wachstums die Folgen sind 1. des Einflusses zahlloser äußerer Faktoren und 2. noch mehr der unendlich komplizierten Wirkungen, welche die immer zahlreicher werdenden, elementaren Lebenseinheiten aufeinander ausüben. Die einzelnen Zellen, obschon der Art nach gleich als Abkömmlinge einer gemeinsamen Mutterzelle, geraten infolge des Wachstumsprozesses räumlich und zeitlich unter ungleiche Bedingungen. Einmal nehmen sie im Verband verschiedene Stellungen ein, durch welche ihre Beziehungen zueinander, zum Ganzen und zur Außenwelt bestimmt werden, sie erhalten gewissermaßen ein ihre Wirkungsweise beeinflussendes Raumzeichen; sie werden räumlich determiniert. Die einen werden z. B. um den animalen, die anderen um den vegetativen Pol des Eies gruppiert; die einen kommen ins äußere, die anderen ins innere Keimblatt zu liegen, die einen erhalten eine Lage in der Umgebung des Urmundes (Nervenplatte, Chorda), die anderen in größerer Entfernung von diesem für die Organbildung wichtigen Orte. Somit geraten bei ihrem Zusammenwirken die artgleichen Zellen in verschiedene Zustände gemäß ihrer verschiedenen Position. Die Zellen werden aber auch außerdem noch dadurch determiniert, daß sie der Zeit nach unter wechselnde räumliche Bedingungen, welche wieder für die einzelnen Gruppen verschieden sind, geraten; sie erhalten eine verschiedene Geschichte. Indem in ihnen die früher durchlaufenen Zustände nachwirken, werden sie nicht nur durch die momentan gegebenen, sondern auch durch die zeitlich vorausgegangenen Beziehungen determiniert.

In diesem Prozesse werden durch die Bedingungen, unter welchen die Zellen in der Zeitfolge und in ihrer räumlichen Verteilung geraten sind, mit einem Worte durch ihre Spezialentwicklungsgeschichten die Anlagen, welche die Erbmasse einer Artzelle ausmachen, allmählich offenbar, und zwar offenbaren sie sich einmal darin, daß die einzelnen Zellen die jeder Stufe entsprechende Anordnung annehmen und zweitens, darin, daß sie auf jeder Stufe eine immer bestimmter werdende Funktion und eine ihr entsprechende, immer ausgeprägter werdende Struktur gewinnen.

Zwischen den einzelnen Ontogenien aber wird die Kontinuität der Entwicklung dadurch gewahrt, daß aus dem Verband der Artzellen einzelne sich ablösen und wieder den Ausgangspunkt für neue Entwicklungsprozesse abgeben.

Das ist in wenigen Worten der wesentliche Inhalt der Theorie der Biogenesis. Durch sie wird der scheinbar nicht zu überbrückende Gegensatz zwischen Präformation und Epigenese in mancher Beziehung ausgeglichen. Denn durch die Aufstellung der Lehre von der Artzelle operiert die Biogenesis mit einer präformierten, als Anlage bezeichneten

Substanz, die durch einen außerordentlich langen phylogenetischen Prozeß historisch entstanden, den artgemäßen Ablauf der Ontogenese bestimmt und so gleichsam die Rolle des von BUFFON und OKEN in [illegible] Systeme angenommenen Modells ersetzt.

Die Ontogenie selbst dagegen mit ihren zahllosen sich ineinander umwandelnden Stadien würde sich wohl unter den von CASPAR FR. WOLFF aufgestellten Begriff der Epigenese unterordnen lassen, wobei allerdings unsere Auffassung derselben eine zeitgemäße, dem Fortschritt der Biologie Rechnung tragende Fortbildung und Vertiefung erfahren muß.

Von großer Bedeutung für die Entscheidung in den strittigen Fragen sind mehrere Experimente geworden, durch welche in den letzten Jahren unsere Einsicht in das Wesen des organischen Entwicklungsprozesses eine bedeutende Vertiefung erfahren hat; sie sind von CHABRY, ROUX, DRIESCH, OSCAR HERTWIG, WILSON, ZOJA, HERLITZKA, OSCAR SCHULTZE, WETZEL, FISCHEL, SPEMANN u. a. ausgeführt worden und zielten darauf ab, entweder die ersten Furchungskugeln des Eies vollständig voneinander zu trennen und sich getrennt entwickeln zu lassen, oder ihr normales Lageverhältnis durch äußere Eingriffe zu stören und dadurch den weiteren Entwicklungsverlauf zu beeinflussen, oder endlich einzelne Zellen abzutöten und dadurch aus dem Entwicklungsverlaufe auszuschalten.

Der größte Teil der Experimente hat zu Ergebnissen geführt, welche deutlich und entschieden für die erbgleiche Teilung der Anlagesubstanz sprechen. Denn wenn bei befruchteten Eiern des Seeigels (DRIESCH) oder des Amphioxus (WILSON) oder einer Meduse (ZOJA) die Teilstücke nach der ersten oder der zweiten Teilung durch Schütteln isoliert wurden, entstanden nicht monströse Bruchstücke eines Embryos, sondern normale Ganzgebilde nur von halber oder viertel Größe im Vergleich zu der aus dem ganzen Ei entstandenen Larve. So konnte der Experimentator nach Willkür aus einem Ei zwei oder vier Larven züchten. Wenn die beiden ersten Halbkugeln von Amphioxus sich nur gegeneinander verschoben, so wurden die verschiedensten Arten von Doppelmißbildungen erhalten.

Etwas abweichende Ergebnisse haben ähnliche, aber an anderen Tiergruppen, Ctenophoren, Anneliden, Mollusken usw., ausgeführte Experimente geliefert. Denn die durch Zerlegung des Eies gewonnenen zwei oder vier Teilstücke zeigten bei ihrer Weiterentwicklung Defekte in der normalen Beschaffenheit einzelner Organe. Dadurch sind manche Forscher veranlaßt worden, diese Ergebnisse zugunsten der Mosaiktheorie von ROUX und der Keimplasmatheorie von WEISMANN zu verwerten. DRIESCH, MORGAN und HERTWIG dagegen erblicken die Ursache für den scheinbar entgegengesetzten Ausfall dieser Experimente in Eigentümlichkeiten des plasmatischen Baues der Eier der Ctenophoren, Mollusken, Anneliden usw. und glauben durch Berücksichtigung der Eistruktur beiderlei Ergebnisse leicht miteinander in Einklang bringen zu können. Die beiden Arten der auf experimentelle Eingriffe so verschieden reagierenden Eier werden in der Literatur gewöhnlich als Regulations- und als Mosaikeier aufgeführt.

Wie unser kurzer Überblick zeigt, ist auch auf dem Gebiete der experimentellen Entwicklungslehre eine erhöhte Tätigkeit nach vielen Richtungen hin zu bemerken; schon ist eine Reihe bedeutsamer Ergebnisse zutage gefördert worden und weitere Fortschritte werden

folgen, je mehr die Zahl der geeigneten Untersuchungsobjekte vermehrt, die experimentellen Methoden vervollkommnet und neue Gesichtspunkte gewonnen sein werden. Bei der neuerwachten Experimentierlust sollte indessen nicht vergessen werden, daß das Experiment in der Biologie leicht auf Abwege führt und Gefahren in sich birgt, auf welche schon JOH. MÜLLER in beherzigenswerten Worten hingewiesen hat. Eingriffe in den Entwicklungsverlauf rufen Störungen desselben hervor, die für das Verständnis des normalen Verlaufs nicht immer klärend zu wirken brauchen. Sie bereichern die Pathologie durch neue experimentell erzeugte abnorme Einzelfälle, während die Hauptaufgabe biologischer Forschung doch hauptsächlich auf das Verständnis der Naturgesetzmäßigkeiten in der normalen Entwicklung der Organismen gerichtet bleiben sollte.

Eine kurze, zusammenfassende Darstellung der verschiedenen Hauptergebnisse der experimentell-biologischen Forschung hat OSCAR HERTWIN in seiner jetzt in 4. Auflage erschienenen „Allgemeinen Biologie", Jena 1912 gegeben und zur Begründung seiner „Theorie der Biogenesis" verwertet.

Hand- und Lehrbücher.

BISCHOFF, Entwicklungsgeschichte der Säugetiere und des Menschen. Leipzig 1842.

G. VALENTIN, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen, mit vergleichender Rücksicht der Entwicklung der Säugetiere und Vögel. Berlin 1845.

H. RATHKE, Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Leipzig 1861.

A. KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Akadem. Vorträge. Leipzig 1861. Zweite, ganz umgearbeitete Auflage. Leipzig 1879.

Derselbe, Grundriß der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Zweite Auflage. Leipzig 1884.

SCHENK, Lehrbuch der vergleichenden Embryologie des Menschen und der Wirbeltiere. Wien 1874. Zweite Auflage. 1896.

E. HAECKEL, Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipzig 1874. Fünfte Auflage. 1903.

M. FOSTER und F. M. BALFOUR, The elements of embryology. Part I. (Hühnchen.) London 1874. 2. edit. by ADAM SEDGWICK and WALTER HAEPE 1883. 5. edit. 1896. Deutsche Übersetzung durch Kleinenberg. Leipzig 1876.

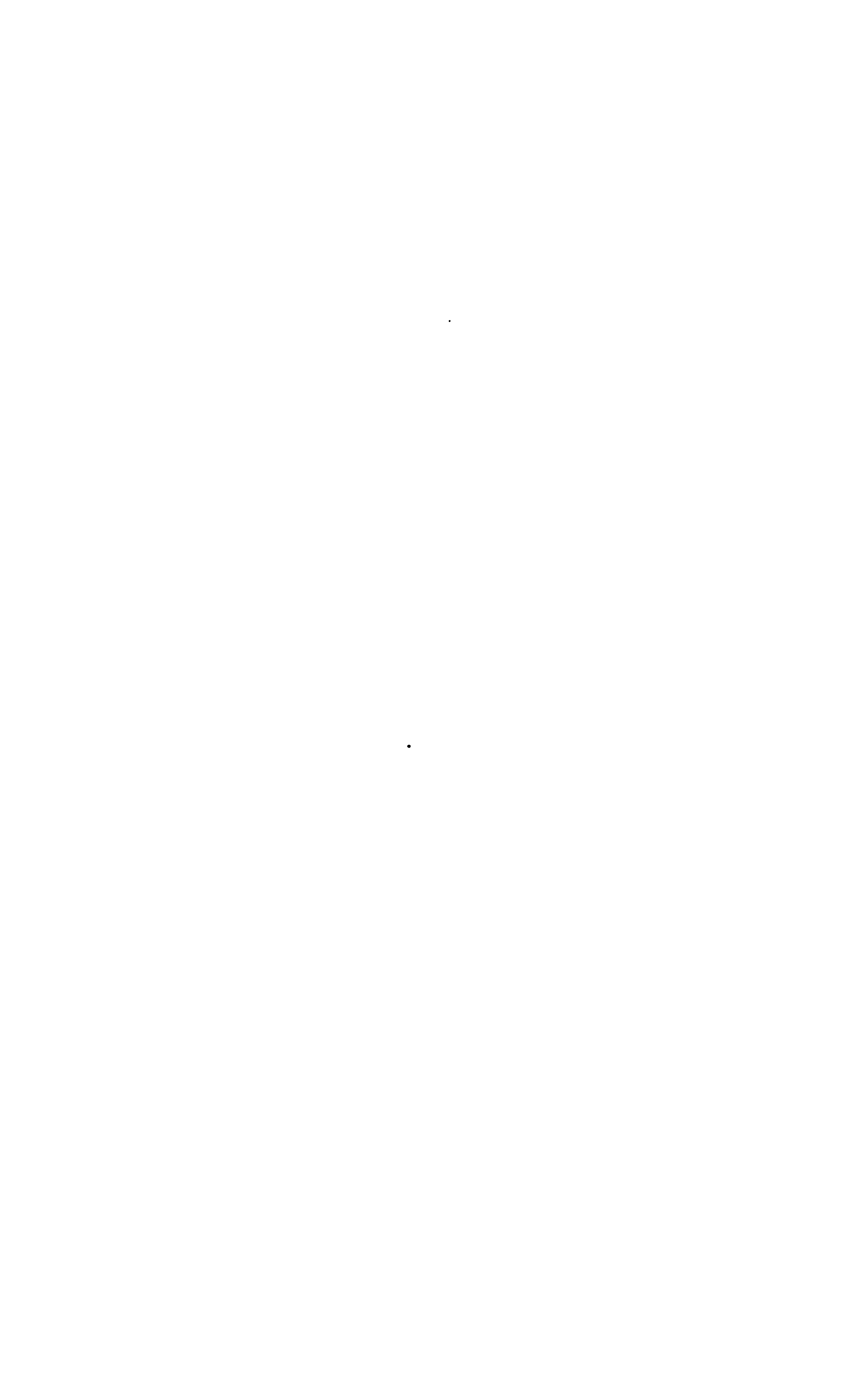
W. HIS, Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig 1875.

F. M. BALFOUR, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Aus dem Englischen übersetzt von Dr. C. VETTER. Jena 1881. Zwei Bände.

G. ROMITI, Lezioni di embriogenia umana e comparata dei vertebrati. Siena 1881, 1882, 1888.

[illegible] [illegible], Specielle Physiologie des Embryo. [illegible]. [illegible].
[illegible] [illegible], Grondtrekken der vergelijkende Ontwikkelingsgeschiedenis van de gewervelde Dieren. Leiden [illegible].
[illegible] [illegible], Atlas d'embryologie. Paris [illegible].
[illegible] [illegible], Manuel d'embryologie humaine et comparée. Paris [illegible]. [illegible]
[illegible] [illegible], Grundriß der Entwicklungsgeschichte der Haussäugetiere. [illegible].
[illegible] [illegible], Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte. Berlin [illegible]. Zweite Auflage [illegible].
[illegible] [illegible], Précis d'embryologie adapté aux sciences médicales. Paris [illegible].
[illegible] und K. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1890—1893. Zweite Auflage 1902 [illegible].
[illegible] [illegible], Éléments d'embryologie de l'homme et des vertébrés. [illegible].
[illegible] [illegible], Embryology. Quain's elements of anatomy. 1890.
[illegible] Marshall, Vertebrate embryology. London 1892.
[illegible] [illegible], L'embryologie générale. Paris 1892.
[illegible] Minot, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. [illegible] Übersetzung von Kaestner. Leipzig 1894.
[illegible] [illegible], A Laboratory Textbook of Embryology. Second Ed. Philadelphia. 1910.
[illegible] [illegible], Vorlesungen über allgemeine Embryologie. Wiesbaden 1895.
[illegible] [illegible], Grundriß der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere. Leipzig 1897.
F. Keibel, Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Jena 1897—1911.
Kollmann, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena 1898.
Derselbe, Handatlas der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Zwei Bände. Jena 1907.
Mihalkovics, Gezd. Fejtödestan. I. Budapest 1899.
O. Hertwig, Die Elemente der Entwicklungslehre des Menschen und der Wirbeltiere. Anleitung und Repetitorium für Studierende und Ärzte. Jena 1900. Zweite Auflage 1904. Fünfte Auflage 1915.
Derselbe, Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Mit anderen Gelehrten in 3 Bänden herausgegeben von O. Hertwig. Jena 1901—1906.
Derselbe, Allgemeine Biologie. Vierte Auflage. Jena 1912.
Keibel und Mall, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Bd. I und II. Hirzels Verlag. Leipzig 1910 und 1911.
Albert Oppel, Leitfaden für das embryologische Praktikum und Grundriß der Entwicklungslehre des Menschen und der Wirbeltiere. Fischers Verlag. Jena 1914.
J. W. Jenkinson, Experimental Embryology. Oxford 1909.
Derselbe, Vertebrate Embryology. Oxford 1913.
Ernst Schwalbe, Die Morphologie der Mißbildungen des Menschen und der Tiere. Ein Handbuch. Fischers Verlag. Jena 1906—1914.

ERSTER HAUPTTEIL.



ERSTES KAPITEL.

Beschreibung der Geschlechtsprodukte.

Ei- und Samenzelle.

Die Entwicklung eines neuen Geschöpfes kann bei den meisten Tieren und ausnahmslos bei allen Wirbeltieren nur stattfinden, wenn von zweien durch ihr Geschlecht unterschiedenen Individuen Fortpflanzungsstoffe, vom Weibe das Ei und vom Manne der Samenfaden ausgeschieden werden, und wenn dieselben dann zu geeigneter Zeit infolge des Zeugungsaktes zur Vereinigung kommen.

Eier und Samenfäden sind einfache Elementarteile oder Zellen, die in besonderen drüsigen Organen, erstere in den Eierstöcken des Weibes, letztere in den Hoden des Mannes, gebildet werden. Nach Eintritt der Geschlechtsreife lösen sie sich zu bestimmten Zeiten in den Geschlechtsorganen aus dem Verbande mit den übrigen Zellen des Körpers los und werden unter geeigneten Entwicklungsbedingungen, unter denen die Vereinigung der beiden Geschlechtszellen die wichtigste ist, der Ausgangspunkt für einen neuen kindlichen Organismus.

Mit den Eigenschaften der beiderlei Geschlechtsprodukte werden wir uns daher zunächst bekannt zu machen haben.

1. Die Eizelle.

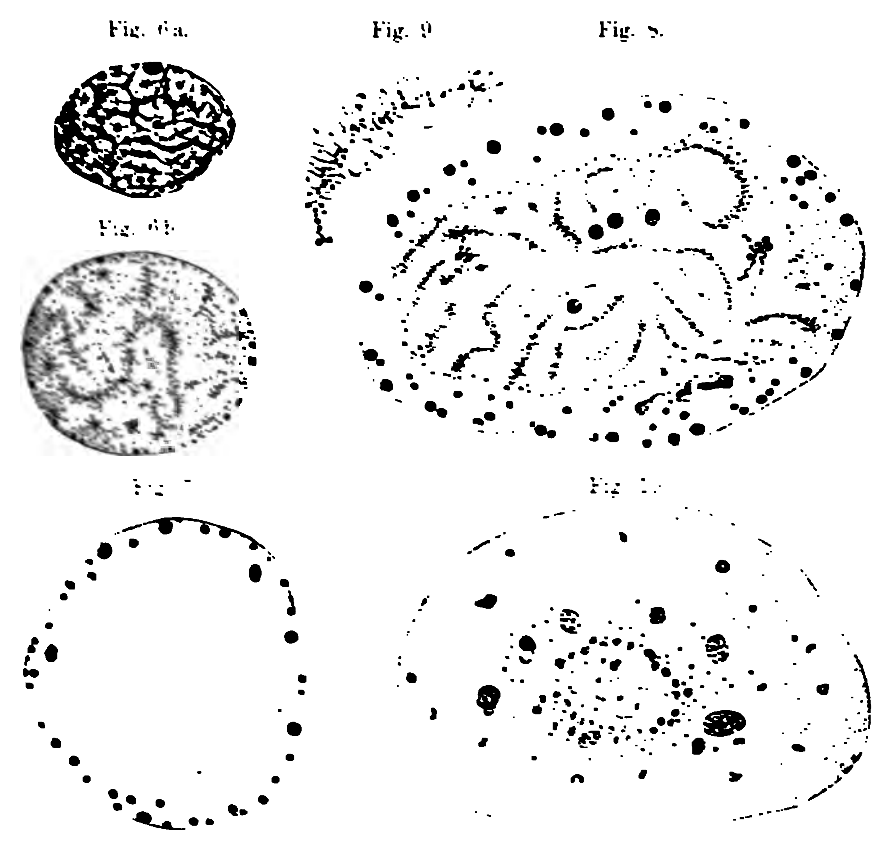
Das Ei ist die weitaus größte Zelle des tierischen Körpers. Seine einzelnen Bestandteile hat man zu einer Zeit, wo man von seiner Zellennatur noch nichts wußte, mit besonderen, noch jetzt üblichen Namen belegt. Den Inhalt bezeichnete man als Eidotter oder Vitellus, den Zellenkern als Vesicula germinativa oder Keimbläschen, dessen Entdeckung durch den Physiologen PURKINJE geschah; die Kernkörperchen oder Nucleoli nannte man Keimflecke oder Maculae germinativae (WAGNER), die Zellenmembran endlich die Dotterhaut oder Membrana vitellina. Alle diese Teile weichen in nicht unerheblicher Weise von der gewöhnlichen Beschaffenheit des Protoplasma und des Kerns der meisten tierischen Zellen ab.



Fig. 5. **Ei von Asterias glacialis** im konservierten und gefärbten Zustand, mit Keimbläschen und Keimfleck. (Durchschnitt nach KORSCHELT und HEIDER.)

Der **Eidotter** (vitellus, λέκιθος; Fig. 5 u. 13*n. d.*) sieht selten, wie das Protoplasma der meisten Zellen, homogen, schleimig und

durchscheinend aus, gewöhnlich ist es undurchsichtig und körnig. Es rührt dies daher, daß die Eizelle während ihrer Entwicklung im Eierstock Nahrungsmaterialien oder **Reservestoffe** in sich ablagert. Dieselben bestehen aus Fett, aus Eiweißsubstanzen und aus Gemischen von beiden und werden je nach ihrer Form als größere und kleinere Dotterkugeln, Dotterplättchen usw. beschrieben. Sie werden später, wenn der Entwicklungsprozeß im Gange ist, allmählich zum Wachstum und zur Vermehrung der embryonalen Zellen aufgebraucht. Die



Das Keimbläschen aus verschieden jungen Eiern von Triton auf ver- [illegible] Fig. 6a Ei- [illegible] Vergr. 600fach: [illegible] Nucleoli be- [illegible] chroma- [illegible] daneben [illegible] der Nucleoli im [illegible]

[illegible] Reservestoffe [illegible] interessanteste [illegible] Erscheinungen [illegible] Man muß [illegible] aufgespeicherten [illegible] Protoplasma [illegible]

Wenn die Reservestoffe im Ei sehr reichlich abgelagert worden sind, so kann durch sie die eigentlich wichtige Substanz, das Protoplasma, fast ganz verdeckt werden (Fig. 13 und 14). Es füllt alsdann die kleinen Lücken zwischen den dicht zusammengedrängten Dotterkugeln, Dotterschollen oder -plättchen wie der Mörtel zwischen den Steinen eines Mauerwerks aus und erscheint auf einem Durchschnitt nur als ein zartes Netzwerk, in dessen kleineren und größeren Maschen die Dotterbestandteile liegen. Nur an der Oberfläche des Eies ist stets das Eiplasma als eine mehr oder weniger dicke, zusammenhängende Rindenschicht vorhanden.

Das **Keimbläschen** lagert gewöhnlich in der Mitte des Eies; es stellt das größte Kerngebilde des tierischen Körpers dar, dessen Durchmesser im allgemeinen mit der Größe des Eies zunimmt. So erreicht es z. B. in den großen Eiern der Amphibien, Reptilien und Vögel solche Dimensionen, daß es ohne jede Vergrößerung leicht gesehen und mit Nadeln für sich isoliert werden kann.

Das Keimbläschen (Fig. 5, 6*b*) grenzt sich gegen den Dotter durch eine oft deutlich darzustellende, feste Membran ab und schließt verschiedene Inhaltsbestandteile: den Kernsaft, das Kernnetz, die Kernkörper und fädige Gebilde ein. Der **Kernsaft** ist flüssiger als der Dotter, meist im frischen Zustande wasserhell und nimmt, wenn er durch Zusatz von Reagentien geronnen ist, nur wenig oder gar nicht Farbstoffe in sich auf. Er wird von einem Netzwerk zarter Fäden (Fig. 5 und 6) durchsetzt, die aus Linin gebildet sind und sich an die Kernmembran anheften. In diesem Netzwerk sind dann die Kernkörper (Nukleolen) oder **Keimflecke** eingeschlossen, kleine, meist kuglige, homogene, glänzende Gebilde, die, abgesehen von einigen anderen chemischen Reaktionen, sich namentlich dadurch vom Protoplasma unterscheiden, daß sie begierig Farbstoffe, wie Karmin, Hämatoxylin usw., in sich aufnehmen.

Die Anzahl der Keimflecke ist in den einzelnen Keimbläschen eine sehr verschiedene, aber für die einzelnen Arten der Eier ziemlich gleich bleibende; bald ist nur ein einziger Keimfleck (Fig. 5), bald sind ihrer mehrere oder sehr viele vorhanden, wie in den Eiern der Fische, Amphibien und Reptilien (Fig. 6—10). Je nachdem kann man uninukleäre, pluri- und multinukleoläre Keimbläschen unterscheiden (Auerbach).

Ein weiterer, und zwar außerordentlich wichtiger Bestandteil des Keimbläschens, wie ja überhaupt eines jeden Kernes, ist eine Substanz, welcher Flemming den Namen „Chromatin" gegeben hat. Das Chromatin kommt meist in feinen Körnchen vor, die dem Liningerüst aufgelagert sind und sich von ihm durch ihre starke Färbbarkeit, namentlich in Lösungen basischer Kernfarbstoffe, unterscheiden. Auf bestimmten Entwicklungsstadien des Eies sind die Chromatinkörnchen zu feinsten Fädchen aneinandergeschlossen, die oft sehr komplizierte Figuren bilden und in vielen Windungen den Kernraum durchsetzen (Fig. 8). Besonders ist dies der Fall in den Keimbläschen der Eier von Amphibien und Selachiern (Born, Oscar Schultze, Rückert, Carnoy und Lebrun). Nach Born bildet ein Chromatinfaden vielfache Schleifen, die in querer Richtung zusammengelegt sind in ähnlicher Weise wie der Samengang im Nebenhoden (Fig. 8, 9 und 11). Andere Forscher (Carnoy, Lebrun) vergleichen ihn einer Flaschenbürste. Ihre Anzahl scheint in jedem Ei eine genau bestimmte zu sein; sie ist bei den Selachiern

auf 60—72 durch RÜCKERT geschätzt worden. — Während der letzten Jahre sind auch Centrosomen im Protoplasma von jungen, kleinen Eizellen bei Vertretern verschiedener Wirbeltierklassen nachgewiesen worden, so auch im Ei von Säugetieren und von Menschen. Ein derartiger Befund ist in Fig. 12, dem GRAAFschen Follikel eines 4 Wochen alten Ovariums vom Kaninchen, dargestellt. Nahe dem Keimbläschen finden sich zwei zu einem Paar vereinte und von einer gemeinsamen Sphäre eingehüllte Centrosomen. In ihrer Umgebung scheint, wie man aus einigen Beobachtungen an verschiedenen Tieren geschlossen hat, die Bildung des Deutoplasma ihren Ausgang zu nehmen. Es kommt dann häufig zu eigentümlichen Körpern im Ei, die schon seit langer Zeit unter dem Namen der Dotterkerne in der Literatur bekannt und besonders bei den Spinnen (BALBIANI) in auffälliger Weise entwickelt sind. Nähere Angaben über diese Bildungen findet der Leser in meiner „Allgemeinen Biologie" (4. Aufl., S. 105—107) und in WALDEYERS Bearbeitung der Geschlechtszellen im Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre.



Fig. 11. **Zwei Stücke von Chromatinfadensträngen aus dem Keimbläschen eines Eierstockseies von Triton taeniatus,** nach BORN. Das Ei hat einen Durchmesser von ¾ mm. Das zentrale Keimbläschen maß ¼ mm.



Fig. 12. **Graafscher Follikel eines 4 Wochen alten Ovariums von Lepus cuniculus.** Rechts und ein wenig nach unten vom Keimbläschen ein dunklerer zackiger Körper mit zwei Centrosomen. Nach v. WINIWARTER. Die Eizelle ist von einer Lage von Follikelzellen rings umgeben.

An ihrer Oberfläche werden ferner die Eier von schützenden **Hüllen** umschlossen, deren Anzahl und Beschaffenheit sowohl bei Wirbellosen als auch innerhalb der Wirbeltiere eine außerordentlich verschiedenartige sein kann. Die Hüllen teilen wir, wie es LUDWIG getan hat, am besten nach ihrer Entstehungsweise in zwei Gruppen ein, in die primären und in die sekundären Eihüllen. Primäre Eihüllen sind solche, welche entweder von der Eizelle selbst oder innerhalb des Eierstockes und des Eifollikels von den Follikelzellen gebildet werden. Die vom Protoplasma der Eizelle ausgeschiedenen nennt man Dotterhaut, Membrana vitellina, die vom Follikelepithel gebildeten Chorion. Als sekundäre Eimembranen sind alle zu bezeichnen, welche erst außerhalb des Eierstockes durch Ausscheidungen von seiten der Wandung des Ausführungsapparates ihre Entstehung nehmen.

Im einzelnen betrachtet, weichen die Eier der verschiedenen Tierarten in hohem Grade voneinander ab und müssen wohl als diejenigen Zellen, welche für die Spezies am meisten charakteristisch sind, betrachtet werden. Ihre Größe, welche auf die geringere oder reichlichere

Ansammlung von Reservestoffen zurückzuführen ist, schwankt so sehr, daß bei einzelnen Tieren die Eizellen eben noch als kleine Pünktchen wahrgenommen werden können, während sie bei anderen die ansehnlichen Dimensionen eines Hühner- oder sogar eines Straußeneidotters erreichen. Die Form ist meist kuglig, seltener oval oder zylindrisch. Andere Verschiedenheiten entstehen durch die Art und Weise, wie der im Protoplasma eingebettete Reservestoff, das Deutoplasma, beschaffen und im Eiraum verteilt ist; dazu kommen die wechselnde, feinere Struktur des Keimbläschens und die große Verschiedenartigkeit der Eihüllen.

Einige dieser Verhältnisse sind für die weitere Entwicklungsweise der Eizellen von größerer Bedeutung. Man hat sie als Prinzip für eine **Einteilung der so verschiedenen Arten der Eier** benutzt.

Am zweckmäßigsten unterscheidet man zwei Hauptgruppen, einfache und zusammengesetzte Eier, von welchen die ersteren wieder in mehrere Untergruppen zerfallen.

A. Die einfachen Eier.

Einfache Eier nennen wir solche, die sich in einem Eierstock aus einer einzigen Keimzelle entwickeln. Zu ihnen gehören die Eier aller Wirbeltiere und der meisten Wirbellosen.

In der ersten Hauptgruppe ergeben sich nach der Art und Weise, wie Protoplasma und Deutoplasma (Reservestoff) im Eiraum verteilt sind, drei für die Gestaltung der ersten Entwicklungsprozesse sehr bedeutungsvolle Modifikationen.

Im einfachsten Falle sind die Reservestoffe, die gewöhnlich nur in geringer Menge in dem entsprechend kleinen Ei vorhanden sind, mehr oder minder gleichmäßig im Protoplasma verteilt (Fig. 5). In anderen Fällen hat sich von diesem ursprünglichen Zustand aus eine massenhafte Zunahme des Dotters und eine Ungleichmäßigkeit in der Verteilung der beiden oben unterschiedenen Eisubstanzen entwickelt. An bestimmten Stellen des Eiraums hat sich das Protoplasma, an anderen Stellen das Deutoplasma in größerer Menge angesammelt. Es hat sich somit ein Gegensatz zwischen protoplasmareicheren und protoplasmaärmeren Abschnitten der Eizelle herausgebildet. Eine stärkere Ausprägung dieses Gegensatzes hat einen außerordentlich großen und tiefgreifenden Einfluß auf die ersten Entwicklungsprozesse, welche sich nach der Befruchtung an der Eizelle vollziehen. In vielen Fällen treten nämlich die Veränderungen, die wir später als Furchungsprozeß zusammenfassen werden, nur an dem protoplasmareicheren Abschnitt des Eies ein, während der größere, an Deutoplasma reichere Abschnitt scheinbar ganz unverändert bleibt und nicht in Zellen zerlegt wird. Hierdurch wird während der Entwicklung der schon im ungeteilten Ei vorhandene Gegensatz ein ungleich größerer und springt mehr in die Augen. Der eine Teil des Eies geht Veränderungen ein, zerlegt sich in Zellen und bildet aus diesen die einzelnen Organe, der andere Teil bleibt mehr oder minder unverändert und wird allmählich als Nahrungsmaterial aufgebraucht. Nach dem Vorgang von Reichert hat man den protoplasmareicheren Teil des Eiinhalts, auf den die Entwicklungsprozesse beschränkt bleiben, als Bildungsdotter und den anderen als Nahrungsdotter bezeichnet.

Die ungleiche Verteilung von Bildungsdotter (Vitellus formativus) und von Nahrungsdotter (Vitellus nutritivus) vollzieht sich im Eiraum in zwei verschiedenen Weisen.

In dem einen Falle (Fig. 13) sammelt sich der Bildungsdotter an einem Pole des Eies zu einer flachen Keimscheibe (*k.sch*) an. Die Scheibe hat ein geringeres spezifisches Gewicht als der am entgegengesetzten Pole angehäufte Nahrungsdotter (*n.d*), breitet sich daher auf ihm gleichsam wie ein Öltropfen auf dem Wasser aus und ist stets nach oben gekehrt. Das Ei hat also hier eine polare Differenzierung erfahren; es muß in der Ruhelage wegen der ungleichen Schwere der an beiden Polen angesammelten Substanzen stets ein und dieselbe Stellung einnehmen. Die ungleichen Pole unterscheidet man: den nach oben gerichteten als den animalen (*A.V*), den nach abwärts gekehrten als den vegetativen (*V.P*). Eine Linie, welche beide verbindet, ergibt die Eiachse, welche in der Ruhelage eine vertikale Stellung einnimmt und bei Verlagerungen des Eies immer wieder in dieselbe zurückzukehren bestrebt ist. Die polare Differenzierung der Eier ist bei den Wirbeltieren häufig anzutreffen; besonders deutlich ist sie in der Klasse der Knochenfische, der Reptilien und der Vögel ausgeprägt.

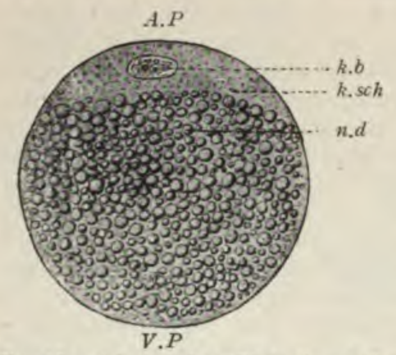


Fig. 13. Schema eines Eies mit polständigem Nahrungsdotter. Der Bildungsdotter bildet am animalen Pole *A.P* eine Keimscheibe *k.sch*, in welcher das Keimbläschen *k.b* eingeschlossen ist. Der Nahrungsdotter *n.d* füllt den übrigen Eiraum nach dem vegetativen Pol (*VP.*) zu aus.

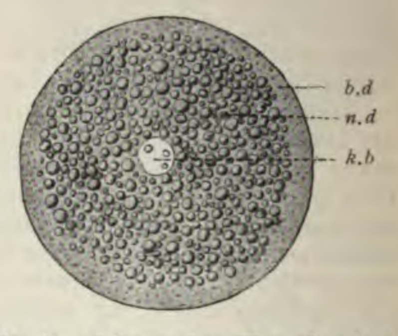


Fig. 14. Schema eines Eies mit mittelständigem Nahrungsdotter. Das Keimbläschen *k.b* nimmt die Mitte des Nahrungsdotters (*n.d*) ein, welcher von einem Mantel von Bildungsdotter (*b.d*) eingehüllt wird.

In dem zweiten Falle (Fig. 14) sammelt sich der Bildungsdotter (*b.d*) an der ganzen Oberfläche des Eies an und umgibt als gleichmäßig dicke, feinkörnige Rindenschicht den zentral gelegenen Nahrungsdotter (*n.d*). Das Ei ist zentral differenziert. Anstatt polständig, ist hier der Nahrungsdotter mittelständig. Ein derartiges Verhalten wird bei den Wirbeltieren niemals angetroffen; es ist für viele Arthropoden charakteristisch.

Um die drei Modifikationen in der Verteilung der verschiedenen Eisubstanzen zu unterscheiden, hat sich Balfour der Ausdrücke alecithal, telolecithal und centrolecithal bedient. Alecithale nennt er die Eier, in welchen nur eine sehr geringe Menge von Reservestoffen im Protoplasma mehr oder minder gleichmäßig verteilt ist. Mit Rücksicht auf das letztere Moment, und da das Deutoplasma doch in keinem

Ei wirklich ganz fehlt, empfiehlt es sich, den Ausdruck alecithal durch oligolecithal (BONNET) oder isolecithal (WALDEYER) zu ersetzen. Telolecithale Eier sind solche, bei denen das Deutoplasma nach dem vegetativen Pole zu mehr angesammelt ist, centrolecithale solche, bei denen die Ansammlung im Zentrum erfolgt ist. Im folgenden werden wir 1. von dotterarmen, oligolecithalen (isolecithalen) Eiern mit gleichmäßig verteilten Reservestoffen, 2. von telolecithalen oder polar differenzierten Eiern mit polständigem Deutoplasma, und 3. von centrolecithalen, zentral differenzierten Eiern mit mittelständigem Deutoplasma sprechen und die drei Modifikationen an typischen Beispielen erläutern. Wir wählen hierzu die Eier der Säugetiere, der Amphibien, der Vögel und der Arthropoden, auf welche auch später bei der Darstellung der weiteren Entwicklungsvorgänge zurückgekommen werden wird.

1. Die dotterarmen oder oligolecithalen (isolecithalen) Eier.

Das Ei der Säugetiere und des Menschen ist außerordentlich klein, indem es durchschnittlich nur 0,2 mm mißt. Es ist daher auch erst im vorigen Jahrhundert, im Jahre 1827, durch C. E. VON BAER entdeckt worden. Vor ihm hatte man die viel größeren GRAAFschen Follikel des Eierstocks, in denen die viel kleineren, wahren Eier erst eingeschlossen sind, für dieselben fälschlicherweise gehalten. Das Säugetierei (Fig. 15) besteht hauptsächlich aus feinkörniger, protoplasmatischer Substanz, welche dunkle, fettähnliche Kügelchen und Körner (Deutoplasma) einschließt und je nach ihrer Menge trübe und undurchsichtig wird. Das Keimbläschen (*k.b*) enthält in ein Kernnetz (*k.n*) eingelagert einen größeren Keimfleck (*k.f*) mit einigen kleineren Nebenflecken. Die Eihülle heißt Zona pellucida (*z.p*), weil sie als eine verhältnismäßig dicke und helle Membran den Dotter umgibt; sie ist eine primäre Hülle; denn sie wird innerhalb des GRAAFschen Bläschens von den Follikelzellen ausgeschieden. Bei stärkeren Vergrößerungen erscheint die Zona pellucida (*z.p*) radiär gestreift; sie wird nämlich von zahlreichen Porenkanälchen durchsetzt, in welche, solange das Ei im GRAAFschen Follikel verweilt, feinste Fortsätze der Follikelzellen (*f.z*), wahrscheinlich zum

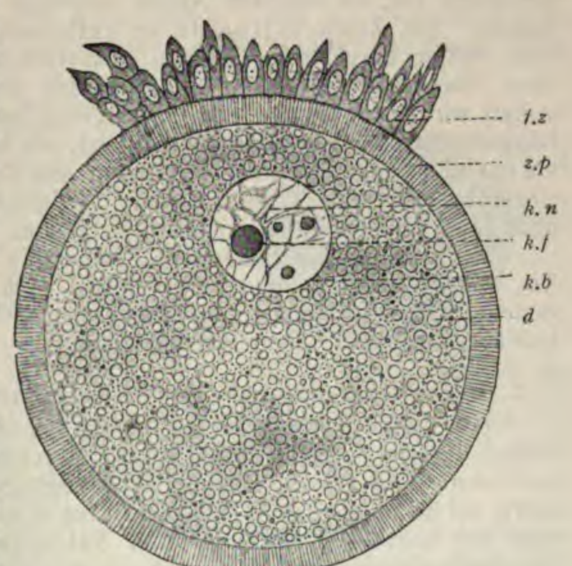


Fig. 15. **Ei aus einem 2 mm dicken Follikel des Kaninchens,** nach WALDEYER. Dasselbe ist von der Zona pellucida (*z.p*) umgeben, welcher an einer Stelle Follikelzellen (*f.z*) aufsitzen. Der Dotter enthält Körner von Deutoplasma (*d.*). In das Keimbläschen (*k.b*) ist das Kernnetz (*k.n*) besonders eingezeichnet, welches einen großen Keimfleck (*k.f*) einschließt.

Zweck der Ernährung und des Wachstums des Eiinhalts, eindringen und mit dem Eiplasma verschmelzen (Retzius).

Dem Ei der Säugetiere ist das menschliche Ei nach Größe, Beschaffenheit seines Inhalts und Art seiner Hüllen außerordentlich ähnlich. Doch kann es immerhin, wie die sorgfältigen Untersuchungen von Nagel ergeben haben, an besonderen, geringfügigen Merkmalen erkannt werden. Während beim Kaninchen glänzende, fettähnliche Kügelchen den Dotter trüben, behält das menschliche Ei auf allen Entwicklungsstufen seine Durchsichtigkeit, so daß man auch am lebenden Objekt alle anatomischen Einzelheiten auf das Genaueste erkennen kann. Der Dotter ist in zwei Schichten gesondert. In der inneren Schicht liegt vornehmlich das Deutoplasma; es veranlaßt hier im Gegensatz zu den meisten Säugetiereiern nur eine geringfügige Trübung, da es teils aus mattglänzenden, teils aus stark lichtbrechenden Krümelchen gröberer und feinerer Natur besteht; doch ist es nicht möglich, eine Abgrenzung der einzelnen Bestandteile gegeneinander zu erkennen, so wie es bei Säugetieren und niederen Tieren der Fall ist, wo man Körner und deutliche Tropfen mit großer Leichtigkeit sieht. Die äußere Schicht oder Randzone des Dotters ist feinkörniger und durchsichtiger als die zentrale Substanz und schließt das Keimbläschen mit einem großen Keimfleck ein, an welchem Nagel amöboide Bewegungen beobachten konnte. Die Zona pellucida ist auffallend breit und gestreift und vom Dotter durch einen kleinen (perivitellinen) Spaltraum getrennt. Ihrer Oberfläche haften, wenn das Ei aus dem Graafschen Bläschen isoliert wird, zwei bis drei Lagen von Follikelzellen an, welche mit ihren Längsdurchmessern in radiärer Richtung, wie allgemein bei Säugetieren, um das Ei herum angeordnet sind und diesem Umstand den von Bischoff eingeführten Namen Corona radiata verdanken. Das menschliche Ei mißt ohne Follikelepithel im Mittel 0,17 mm.

Mit dem Ei der Säugetiere stimmen in ihrer Größe und in der Art, wie Protoplasma und Reservestoffe noch gleichmäßig im Eiraum verteilt sind, die Eier von Amphioxus, von vielen Würmern, Mollusken, Echinodermen und Cölenteraten überein.

2. Die polar differenzierten oder telolecithalen Eier.

Die polare Differenzierung ist im Ei der einzelnen Wirbeltierklassen in sehr verschiedenem Grade durchgeführt. Von den oligolecithalen Eiern führen allmähliche Übergänge zu den dotterreichsten Eiern, bei denen die polare Differenzierung in der oben erwähnten Sonderung des Inhalts in Bildungs- und Nahrungsdotter ihren prägnanten Abschluß gefunden hat. Einen Übergang vermitteln die Eier der Cyclostomen, Dipneusten und Amphibien, welche etwa die Größe eines Hirsekorns bis einer Erbse erreichen.

Das Froschei, welches uns als Beispiel dienen soll, ist von dicht zusammengepreßten, fettglänzenden Dotterschollen und Dotterplättchen durch und durch erfüllt. Das Protoplasma breitet sich teils zwischen den Plättchen als Netzwerk aus, teils bildet es an der Oberfläche des Eies eine dünne Rindenschicht. Bei näherer Prüfung läßt sich indessen bereits hier der Beginn einer polaren Differenzierung auf das Deutlichste erkennen; sie gibt sich darin kund, daß an einem Pol, dessen Umgebung zugleich durch oberflächliche Pigmentablagerung schwarz erscheint, die Dotterplättchen kleiner und von reichlicherem Protoplasma eingehüllt sind, und daß infolgedessen auch schon geringe Ver-

schiedenheiten im spezifischen Gewicht zwischen der pigmentierten und der unpigmentierten Eihälfte, die man auch als animale und als vegetative unterscheidet, wahrzunehmen sind. Wird das Froschei befruchtet und in das Wasser abgelegt, so richtet sich stets die pigmentierte animale Hälfte binnen kurzer Zeit nach oben, weil sie die leichtere ist.

Das Keimbläschen lagert im unreifen Ei in der Mitte, ist außerordentlich groß, mit bloßem Auge zu sehen und multinukleolär, indem, wie bei Triton (Fig. 7—10) 100 und mehr große Keimflecke dicht unter der Kernmembran verteilt sind. Die Hüllen zeigen im Vergleich zum Säugetierei eine Vermehrung, da sich zu der im Follikel gebildeteten Zona pellucida (Zona radiata) später noch eine sekundäre Hülle, eine dicke, von der Eileiterwandung ausgeschiedene, klebrige, im Wasser außerordentlich quellende Gallertschicht hinzugesellt.

Die bei den Amphibien gleichsam noch in Entwicklung begriffene polare Differenzierung ist in den Klassen der Teleostier, Selachier, Reptilien und Vögel scharf durchgeführt. Als Beispiel sei das Hühnerei genauer beschrieben.

Man muß die Eizelle des Huhnes oder irgendeines anderen Vogels, um ein richtiges Bild von ihrer Beschaffenheit zu gewinnen, noch im Eierstock aufsuchen in dem Augenblicke, wo sie ihr Wachstum vollendet hat und im Begriff steht, sich aus dem Follikel abzulösen. Man lernt dann, daß sich in dem traubenförmigen Eierstock nur der kuglige Eidotter, das sogenannte Gelbei, entwickelt, welches für sich eine außerordentlich große Zelle darstellt (Fig. 16). Das „Gelbei" wird von einem dünnen, aber ziemlich festen Häutchen, der Dotterhaut (*d.h*), eingeschlossen, deren Verletzung ein Ausfließen des weichen, breiigen Inhaltes zur Folge hat. Im Inhalt wird man bei genauerer Untersuchung einen kleinen weißlichen Fleck, die Keimscheibe (*k.sch*), entdecken (Discus proligerus, auch Hahnentritt oder Narbe, Cicatricula, genannt). Die Keimscheibe ist an der Eikugel stets nach oben gekehrt, da sie aus dem leichteren Bildungsdotter besteht, einem feinkörnigen Protoplasma, an welchem sich der Furchungsprozeß (partielle Furchung) allein vollzieht. Sie liegt also immer am animalen Pol unmittelbar unter der Dotterhaut und hat etwa einen Durchmesser von 3—4 mm. In der abgeplatteten Keimscheibe findet sich auch das Keimbläschen [Fig. 16 (*k.b*) und Fig. 17 (*x*)], das gleichfalls etwas abgeplattet und linsenförmig ist.

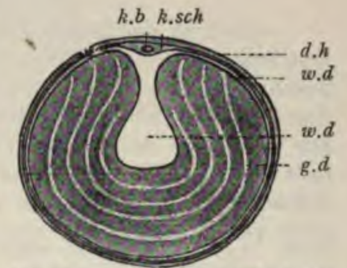


Fig. 16. **Eizelle (Eidotter) des Huhns aus dem Eierstock.** *k.sch* Keimscheibe; *k.b* Keimbläschen; *w.d* weißer Dotter; *g.d* gelber Dotter; *d.h* Dotterhaut.

Die übrige Hauptmasse der Eizelle ist der Nahrungsdotter; er setzt sich aus zahllosen Dotterkügelchen zusammen, die durch geringe Spuren von Protoplasma, wie durch einen Kitt, verbunden werden. Über seine feinere Struktur erhält man Aufschluß durch dünne Durchschnitte, welche senkrecht zur Keimscheibe durch die gehärtete Dotterkugel anzufertigen sind. Man kann dann nach Verschiedenheiten der Färbung und der elementaren Zusammensetzung den weißen und den gelben Nahrungsdotter unterscheiden (Fig. 16).

Der weiße Dotter (*w.d*) ist nur in spärlicher Menge in der Eizelle vorhanden und stellt einen dünnen Überzug auf der ganzen Oberfläche, die weiße Dotterrinde, her; zweitens sammelt er sich unter der Keimscheibe, für welche er gleichsam ein Bett oder Polster liefert (PANDERscher Kern), in etwas größerer Menge an und dringt drittens von hier aus in Form eines Zapfens in den gelben Dotter bis zum Zentrum der Kugel vor, wo er kolbenartig anschwillt (Latebra, PURKINJE). Beim Kochen des Eies gerinnt er weniger und bleibt weicher als der gelbe Dotter. Dieser läßt in geronnenem Zustand auf dem Durchschnitt eine Schichtung erkennen, indem er sich aus kleineren und größeren Kugelschalen zusammensetzt, die um die Latebra herumgelegt sind.

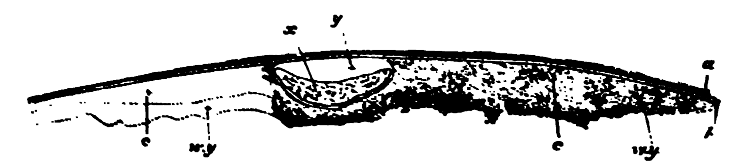


Fig. 17. **Durchschnitt der Keimscheibe eines noch in der Kapsel eingeschlossenen, reifen Eierstockeies,** nach BALFOUR. *a* Bindegewebskapsel des Eies; *b* Epithel der Kapsel, an dessen Innenseite auf dem Ei die Dotterhaut liegt; *c* körnige Substanz der Keimscheibe; *w.y* weißer Dotter, der unmerklich in die feinkörnige Substanz der Keimscheibe übergeht; *x* das von einer deutlichen Membran umgebene, aber geschrumpfte Keimbläschen; *y* ursprünglich vom Keimbläschen eingenommener, durch seine Schrumpfung leer gewordener Raum.

Auch in der Beschaffenheit ihrer elementaren Teilchen sind beide Dotterarten voneinander verschieden. Der gelbe Dotter besteht aus weichen, dehnbaren Kügelchen (Fig. 18 A) von 25—100 μ Größe, die durch zahlreiche feinste Körnchen ein punktiertes Aussehen erhalten. Die Elemente des weißen Dotters sind meist kleiner (Fig. 18 B), ebenfalls kuglig, schließen aber ein oder mehrere größere, stark lichtbrechende Körner ein. An der Grenze zwischen beiden Dotterarten kommen Kügelchen vor, die einen Übergang vermitteln.

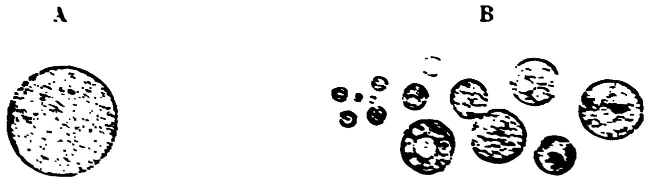


Fig. 18. **Dotterelemente aus dem Ei des Huhns,** nach BALFOUR. A gelber Dotter; B weißer Dotter.

Von dem so beschaffenen Eierstocksei unterscheidet sich das nach außen abgelegte Hühnerei (Fig. 19) in seinem Aussehen. Dies rührt daher, daß um den Eidotter, wenn er sich aus dem Ovarium ablöst und von dem Ausführweg des weiblichen Geschlechtsapparates oder dem Eileiter aufgenommen wird, von seinen Wandungen noch mehrere sekundäre Umhüllungen, das Eiweiß oder Albumen, die Schalenhaut und die Kalkschale, abgelagert werden. Jeder Teil wird in einem besonderen Abschnitt des Eileiters der Henne gebildet. — Der Eileiter zerfällt nämlich in vier Abschnitte: 1. in einen engen, flimmernden Anfangsteil, in welchen die aus dem Eierstock ausgetretene Eizelle auf-

genommen wird, um von den daselbst angesammelten Samenfäden befruchtet zu werden; 2. in einen mit Längsfalten bedeckten, drüsigen Abschnitt, von dem das Eiweiß sezerniert und in dicker Schicht um den Dotter ausgebreitet wird; 3. in einen etwas ausgeweiteten, mit kleinen Zotten bedeckten Teil, dessen Zellen Kalksalze ausscheiden und so die Bildung der Kalkschale veranlassen; 4. in einen engeren und kurzen Abschnitt, durch den das Ei bei der Ablage, ohne weiter verändert zu werden, rasch hindurchtritt.

Die vom Eileiter nacheinander gelieferten Umhüllungen haben folgende Beschaffenheit:

Das Eiweiß oder Albumen (*w*) stellt ein Gemisch mehrerer Stoffe dar; es enthält nach chemischen Analysen 12% Eiweißstoffe, 1,5% Fett und andere Extraktivstoffe, 0,5% Salze (Chlorkalium, Chlornatrium, Sulfate und Phosphate), 86% Wasser. Es umgibt in mehreren

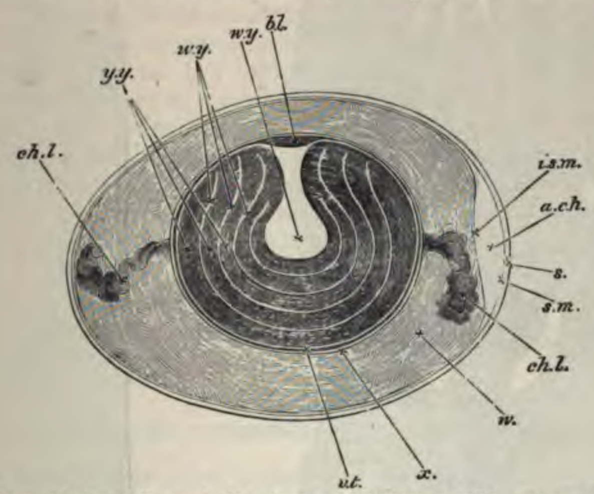


Fig. 19. **Schematischer Längsschnitt eines unbebrüteten Hühnereies.** (Nach Allen Thomson, etwas verändert.) *b.l.* Keimscheibe; *w.y.* weißer Dotter, derselbe besteht aus einer zentralen, flaschenförmigen Masse und einer Anzahl konzentrisch den gelben Dotter *y.y.* umgebender Schichten; *v.t.* Dotterhaut; *x.* etwas flüssige Eiweißschicht, welche den Dotter unmittelbar umgibt; *w.* Eiweiß, aus abwechselnd dichteren und flüssigen Lagen zusammengesetzt; *ch.l.* Chalazen (Hagelschnüre); *a. ch.* Luftkammer am stumpfen Ende des Eies; sie ist einfach ein Zwischenraum zwischen den beiden Schichten der Schalenhaut; *i.s.m.* innere, *s.m.* äußere Schicht der Schalenhaut; *s.* Schale.

Schichten von wechselnder Konsistenz den Dotter. Eine ihm ziemlich dicht auflagernde Schicht ist fester und noch deswegen besonders bemerkenswert, weil sie sich in zwei eigentümliche und aus sehr dichter Eiweißsubstanz bestehende, spiralig aufgerollte Stränge (*ch.l*), die Hagelschnüre oder Chalazen, fortsetzt, welche sich durch das Albumen hindurch zu dem stumpfen und zu dem spitzen Pole des Eies begeben.

Das Eiweiß wird nach außen von der dünnen, aber festen, aus verfilzten Fasern zusammengesetzten Schalenhaut (*s.m*) (Membrana testae) eingeschlossen. Diese ist in zwei Lamellen zerlegbar, in eine äußere, dickere und festere und in eine dünnere, glatte, innere Lamelle. Beide weichen am stumpfen Pole des Eies bald nach seiner Ablage auseinander und umschließen einen mit Luft gefüllten Hohlraum (*a.ch*), die Luftkammer, welche sich während der Bebrütung immer mehr

vergrößert und für die Atmung des sich entwickelnden Hühnchens von Bedeutung ist.

Die Schale endlich oder Testa (*s*) legt sich an die Schalenhaut dicht an und besteht aus 2% einer organischen Grundlage, in welche 98% Kalksalze abgelagert sind. Sie ist porös, von kleinen Kanälchen

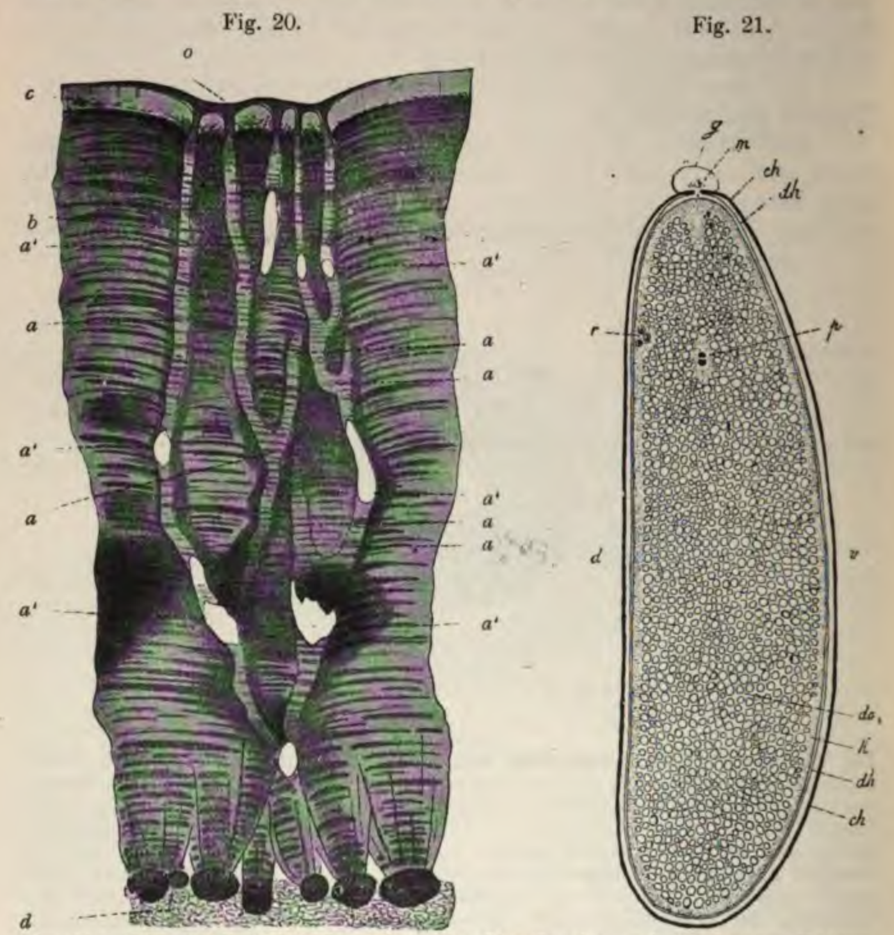


Fig. 20. **Querschnitt durch die Schale des Straußeneies** nach NATHUSIUS-KÖNIGSBORN. *a* verästelte Kanäle; *a'* Stellen, wo dieselben angeschliffen sind; *o* ihre Mündungen auf der Schalenoberfläche, *c* Schalencuticula; *b* geschichtete Kalkschale; *d* fibrinöse Schalenhaut.

Fig. 21. **Schematischer Medianschnitt durch das Ei von Musca im Stadium der Befruchtung** (im Anschluß an Zeichnungen von HENKING und BLOCHMANN aus KORSCHELTS und HEIDERS Lehrbuch). *ch* Chorion; *d* Dorsalseite des Eies; *dh* Dotterhäutchen; *do* Nahrungsdotter; *g* Gallertaufsatz über der Mikropyle; *k* oberflächliche Rindenschicht, Bildungsdotter; *m* Mikropyle; *p* Eikern und Samenkern vor der Kopulation; *r* Polzellen; *v* Ventralseite des Eies.

durchsetzt, durch welche die atmosphärische Luft in das Innere des Eies eindringen kann. Die Porosität der Kalkschale ist für die normale Entwicklung des Eies ein unbedingtes Erfordernis, da nur bei immer erneuter Sauerstoffzufuhr die Lebensprozesse im Protoplasma sich abspielen können. Man wird in kurzer Zeit den Tod des bebrüteten Eies

hervorrufen, wenn man die Porosität der Kalkschale dadurch vernichtet, daß man sie mit Öl durchtränkt oder mit Firnis die Poren verschließt.

Eine Anschauung von den Porenkanälen gibt uns der nebenstehende Querschnitt durch die Schale des Straußeneies (Fig. 20). Während sie bei den meisten Vogeleiern einfach sind, zeigen sie hier eine Verästelung. Die zwischen ihnen gelegenen Säulchen verkalkter Substanz lassen eine zur Oberfläche parallel verlaufende Schichtung erkennen.

3. Die zentral differenzierten oder centrolecithalen Eier.

Beispiele für die dritte Gruppe kommen im Stamm der Wirbeltiere nirgends vor, lassen sich aber in vielen Klassen der Arthropoden, so bei den Insekten, in reicher Auswahl finden. Sehr häufig zeigt das Ei eine längsgestreckte, ovale Form (Fig. 21), und ist von zwei Hüllen umgeben, einer feineren Membrana vitellina (*dh*), die vom Dotter selbst gebildet worden ist, und einem derberen Chorion (*ch*), einem Abscheidungsprodukt der Follikelzellen. Der Bildungsdotter (*k*), der in älteren Schriften auch als Keimhautblastem bezeichnet wird, ist im Gegensatz zu den oben besprochenen, polar differenzierten, mit Keimscheibe versehenen Eiern der Wirbeltiere an der ganzen Oberfläche des Eies gleichmäßig angesammelt und umgibt als eine geschlossene, feinkörnige Rindenschicht den zentral gelegenen Nahrungsdotter, der gewöhnlich viele kuglige Fettropfen und andere, stark lichtbbrechende Dotterkonkremente enthält.

Im Laufe des Furchungsprozesses und auf späteren Stadien der Entwicklung prägt sich der Gegensatz zwischen Bildungs- und Nahrungsdotter noch viel schärfer als im eben befruchteten Ei aus.

B. Die zusammengesetzten Eier.

Zusammengesetzte Eier finden sich nur in wenigen Abteilungen der wirbellosen Tiere, wie bei den Cestoden, Trematoden usw., vor: sie bieten uns das Bemerkenswerte dar, daß sie sich durch Zusammenfügen mehrerer Zellen aufbauen, die sich in zwei verschiedenen Drüsen des weiblichen Geschlechtsapparates, in dem Keimstock und in dem Dotterstock, bilden. Im Keimstock entwickelt sich die Eizelle im engeren Sinne. Sie ist hier immer sehr klein und besteht fast nur aus Protoplasma. Wenn sie bei ihrer Reife sich aus ihrer Umgebung ablöst und in die Ausführwege gerät, muß sie an der Ausmündung des Dotterstocks vorbeipassieren; hier gesellt sich nun zu ihr eine Anzahl von Dotterzellen, welche durch Einlagerung von Reservestoffen in das Protoplasma trüb und grobkörnig aussehen und die Mitgift sind, welche dem sich entwickelnden Keim vom mütterlichen Organismus auf den Weg gegeben wird. Das Ganze wird darauf von einer oder mehreren sekundären Eihüllen eingeschlossen und stellt das zusammengesetzte Ei dar. In diesem spielen sich die Entwicklungsprozesse einzig und allein an der einfachen Keimzelle ab, welche vom Keimstock abtsammt, allein befruchtet wird und sich teilt, während die Dotterzellen allmählich zerfallen und als Nährmaterial aufgebraucht werden. Insofern erleidet bei näherer Prüfung auch hier die allgemeine Regel keine Ausnahme, daß der kindliche Organismus seinen Ursprung aus einer einzigen Zelle des mütterlichen Körpers nimmt.

2. Die Samenfäden.

Im Gegensatz zu den Eiern, welche die größten Zellen des tierischen Körpers sind, stellen die Samenzellen oder die Samenfäden (Spermatozoen) die kleinsten Elementarteile dar; sie sind in größter Menge in der Samenflüssigkeit angehäuft, können in ihr aber nur bei stärkeren Vergrößerungen meist als feine, sich bewegende Fäden gesehen werden. Da jede Zelle wenigstens aus zwei Teilen besteht, nämlich aus Kern und Protoplasma, so werden wir diese Teile auch hier aufzusuchen haben.

Bei dieser Aufgabe wollen wir uns besonders an zwei Beispiele halten: 1. an die Samenfäden der geschwänzten Amphibien, welche sich durch ihre relativ ansehnliche Größe auszeichnen und daher am ehesten viele feinere Details erkennen lassen, und 2. an die Samenfäden vom Menschen, welche vielmals kleiner sind.

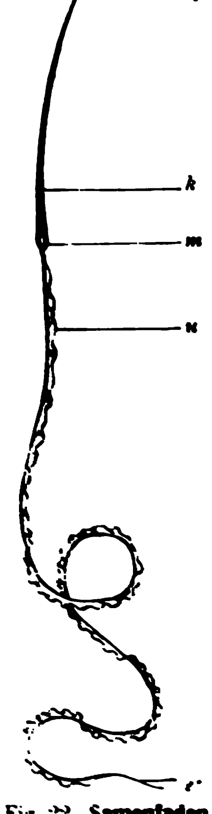


Fig. 22. **Samenfaden von Salamandra maculata.** k Kopf; m Hals, Mittelstück; e Endfaden; sp Perforatorium; u undulierende Membran.

Fig. 23. **Samenfaden vom Menschen.** Nach G. RETZIUS. *A*. Profilansicht; *B*. Flächenansicht; *Cp*. Kopf; *Cd*. Schwanz; *Pf*. Perforatorium; *Pc*. Verbindungsstück des Schwanzes; *P.pr*. Hauptstück des Schwanzes; *L.P.pr*. Grenze des Hauptstückes gegen das Endstück des Schwanzes (*P.t.*).

Wie bei allen Wirbeltieren, unterscheidet man auch bei den geschwänzten Amphibien (Triton, Salamandra usw.) am Samenfaden (Fig. 22) drei Abschnitte, den Kopf (caput), den Hals (collum, auch vielfach Mittelstück genannt) und den Schwanz (cauda). Der sehr lange Kopf hat die Form eines gekrümmten Spießes, der in eine sehr feine, dünne Spitze ausläuft; er läßt wieder zwei Unterabteilungen erkennen. Der größere hintere Abschnitt nimmt bei der Tinktion sehr begierig Farbstoffe auf, da er aus einer besonders dichten und auch bei starker Vergrößerung homogen erscheinenden Masse von Kernsubstanz (Chromatin oder Nuclein) besteht und somit, wie auch die Entwicklung lehrt, dem Kern einer Zelle entspricht. Die vordere feine Spitze baut sich aus einer davon verschiedenen chemischen Substanz auf, läßt sich aber bei starken Vergrößerungen deutlich abgrenzen und wird, da sie zum Durchbohren der Eihüllen und der Eirinde dient, auch Perforatorium genannt. Bei manchen Arten (z. B. Salamandra) kommt an ihr ein kleiner Widerhaken vor.

Der Hals ist ein kurzes zylindrisches Stück; er läßt sich an seinen beiden Enden durch Querlinien gut abgrenzen und besteht aus einer Substanz, welcher beim Befruchtungsprozeß, ebenso wie dem Chromatin des Kopfes, eine wichtige Rolle zufällt. Er liefert nämlich das Centrosom der ersten Kernteilungsfigur und reagiert infolgedessen gegen Farbstoffe in gleicher Weise wie dieses. Während der Kopf eine Affinität zu basischen Anilinfarben, zeigt der Hals eine solche zu sauren Anilinfarben (Eosin, Säurefuchsin usw.).

In dem von Pappenheim empfohlenen Methylgrün-Pyroningemisch wird der Kopf grün, der Hals leuchtend rot gfärbt.

Der Schwanz ist der längste Teil des Samenfadens und sein Fortbewegungsorgan. Er wird aus einem kontraktilen Faden, an dem noch feinere Details beobachtet worden sind, und einer gleichfalls kontraktilen undulierenden oder Wellenmembran zusammengesetzt, welche am lebenden Objekt wie der Flossensaum einer Amphibienlarve regelmäßig schlängelnde Bewegungen zeigt. Nach hinten endet er in ein noch besonders unterscheidbares, feineres Endstück.

Die menschlichen Samenfäden sind erheblich kleiner, nur etwa 0,05 mm lang, und haben einen ganz anders geformten Kopf und Schwanz (Fig. 23). Der Kopf bietet bei der Ansicht von der Fläche die Form eines ovalen Plättchens dar, welches nach hinten dicker als vorn ist. Von der Seite gesehen, gewinnt er eine gewisse Ähnlichkeit mit einer plattgedrückten Birne. Infolgedessen zeigt uns der hintere Abschnitt eine stärkere Lichtbrechung und färbt sich, da er aus Chromatin besteht, intensiver mit den gebräuchlichen Kernfarbstoffen. Der vordere Abschnitt ist von anderer Färbbarkeit und von der Kopfkappe überzogen, welche mit einem scharfen schneidenden Rand versehen ist und daher als Perforatorium dient. Man kann daher mit Waldeyer bei den Samenfäden der Wirbeltiere zwei verschiedene Arten von Bohrapparaten als Spitzen- und Schneideperforatorien unterscheiden. Die eine Art findet sich z. B. bei den geschwänzten Amphibien, die andere beim Menschen.

Der auf den Kopf folgende Abschnitt ist stäbchenförmig und wird als Verbindungsstück bezeichnet, da er nur mit einem kleineren vorderen Teil dem Hals am Samenfaden der Urodelen entspricht und aus Centrosomensubstanz besteht. Dann folgt, durch eine quere Linie deutlich abgesetzt, der kontraktile Schwanz, der mit einem noch feineren, spitz auslaufenden Endstück aufhört.

Zuweilen sind im menschlichen Sperma auch vereinzelte, etwas größere Formen beobachtet und als „Riesenspermien" (Widersperg) beschrieben worden.

Der Beweis, daß die Samenfäden umgewandelte Zellen sind, ist noch sicherer als durch die histologische Analyse durch das Studium ihrer Entwicklung zu führen. Nach den ausgedehnten Untersuchungen von la Valette u. a. bildet sich je ein Samenfaden aus einer Samenzelle (Spermatide), und zwar der Kopf aus dem Kern, der kontraktile Faden aus dem Protoplasma.

Die hierbei stattfindenden Umbildungen sind bei Salamandra maculata durch Flemming, Hermann und Meves sehr genau verfolgt worden. Von den am Samenfaden oben unterschiedenen drei Abschnitten entsteht der spießförmige Kopf aus dem Kern der Samenzelle, während der kontraktile Faden sich dagegen aus dem Protoplasma differenziert. Bei der Entwicklung des Kopfes sieht man den Kern der Samenzelle sich mehr und mehr verlängern (Fig. 24 A und B);

zuerst nimmt er die Form einer Birne (24 A, *k*) an; dann wächst er zu einem langgezogenen Kegel (24 B, *k*) aus, dessen Basis zur Ansatzstelle des Halses (*mst*) wird. Der Kegel verlängert und verschmälert sich zu einem Stab (Fig. 25 A und B), der sich schließlich in die charakteristische Form eines Spießes umwandelt. Bei der Streckung des Kerns wird das Chromatingerüst immer dichter und nimmt zuletzt wie im reifen Samenfaden eine ganz kompakte und homogene Beschaffenheit an. Die Anlage des Halses (Fig. 24 und 25 A und B, *mst*) erscheint schon früh, wenn der Kern sich zu strecken beginnt, an seinem oben als Basis bezeichneten Ende als ein kleiner ovaler Körper, der dem Centrosom der Zelle entspricht. Über seine Herkunft und seine Umwandlung beschäftigen sich vielfach die in den letzten Jahren erschienenen zahlreichen Abhandlungen zur Spermatogenese der Wirbellosen und der Wirbeltiere. Vom Hals aus beginnt sich in der dem Kopf entgegengesetzten Richtung der kontraktile Achsenfaden als Geißel zu differenzieren. Ein ringförmiges Gebilde, welches die Ansatzstelle der Geißel an das Centrosom umgibt, liefert den Spiralsaum des Fadens. Andere Teile des Protoplasma werden zur Bildung der Hüllen des Samenfadens verbraucht.

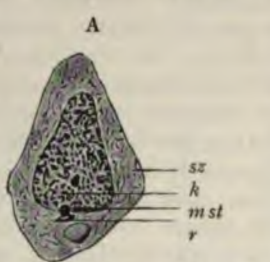




Fig. 24 A und B. **Anfangsstadien der Umbildung der Samenzelle in den Samenfaden.** (Nach HERMANN.) 1000 mal vergrößert. A Samenzelle mit birnförmigem Kern; B Samenzelle mit kegelförmigem Kern; *sz* Samenzelle; *k* Kern mit Chromatingerüst und Nukleolen (*n*); *mst* Körper, aus dem sich das Mittelstück, Hals, des Samenfadens entwickelt; *r* ringförmiges Gebilde, das dem Mittelstück anliegt und zur Bildung des Spiralsaumes des Samenfadens in Beziehung stehen soll; *f* Schwanzanhang des Samenfadens.



Fig. 25 A und B. **Zwei Endstadien in der Umbildung der Samenzelle zum Samenfaden.** (Nach FLEMMING.) *k* Kern, der sich zum Kopfteil des Samenfadens verlängert hat; *mst* Mittelstück, Hals; *f* Schwanzfaden desselben.

Der im Hoden bereitete Samen wird beim Menschen und bei den Säugetieren während des Durchtritts durch die sehr langen Ableitungswege noch mit den Ausscheidungen des Nebenhodens, der Samenblase, der Prostata, der COWPERschen Drüsen und der Urethraldrüsen vermischt. Er stellt daher bei der Ejakulation eine aus den verschiedenartigsten Bestandteilen zusammengesetzte Flüssigkeit dar, die auf etwa 90% Wasser 10% feste Substanz, Eiweißkörper und Salze enthält. Bei mikroskopischer Untersuchung läßt er zahlreiche verschiedene morphologische Elemente erkennen, welche ich für den menschlichen Samen wegen der Bedeutung, die ihnen in medizinischer Beziehung zukommt, kurz aufführen will. Man findet im menschlichen Ejakulat, wie die von WALDEYER entworfene Abbildung (Fig. 26) und seine Be-

schreibung lehrt, außer den Samenfäden 1. sehr beständig auftretende runde, große Zellen mit Kernen und kleineren, rundlichen Einschlüssen und ähnliche Elemente ohne Kerne (*1*, *1*), die als „Hodenzellen" bezeichnet werden, 2. Lymphocyten (*2*, *2*), 3. zylindrische Zellen mit und ohne Pigmentkörnchen, 4. hyaline kugelige Körper (*8*, *8*), 5. Lecithinkörper, aus der Prostata stammend (*7*, *7*), mitunter Amyloidkörper derselben Herkunft (*14*), 6. Sympexionskörper aus den Samenblasen, 7. Spermakristalle verschiedener Form (*9*, *10*, *11*, *12*, *13*) und endlich eine Menge kleiner Granula verschiedener Art: Fettkügelchen, Eiweißgranula, freie Pigmentkörnchen.



Fig. 26. **Menschliches Ejakulat,** halbschematisch nach WALDEYER. Vergrößerung etwa 300. *1* größere, kugelige Zellen, sogenannte Hodenzellen; *2* Lymphocyten; *3* Samenfäden mit anhaftendem Protoplasmarest; *4* gestreckte Samenfäden; *5* solche mit Ösenbildung; *6* zwei Zylinderzellen; *7* kleine Lecithin-Prostatakörper, deren das Ejakulat viele enthält; *8* hyaline Kugeln, wahrscheinlich degenerierte gequollene Zellen; *9*, *10*, *11*, *12*, *13* Spermakristalle von verschiedener Form und Größe; *14* große Amyloidkörper aus der Prostata.

Die sogenannten Hodenzellen hält WALDEYER für abgestoßene Epithelien der Harnröhrenschleimhaut; die Spermakristalle, von BÖTTCHER entdeckt und daher auch oft als BÖTTCHERsche Kristalle aufgeführt, treten erst im Samen bei seiner Abkühlung und Eintrocknung auf: sie sind das phosphorsaure Salz einer organischen Base, des Spermins, das in der Prostata gebildet wird und zugleich auch Ursache des eigentümlichen Spermageruchs ist. Wegen der genaueren Charakteristik der übrigen nebensächlicheren Bestandteile wird auf das Handbuch der Entwicklungslehre Bd. I, S. 94—98 verwiesen.

Um die Anzahl der Samenfäden im Ejakulat des Menschen zu bestimmen, hat LODE Zählungen nach einem ähnlichen Verfahren, wie es für die Zählung der Blutkörperchen im Blut gebräuchlich ist,

ausgeführt. Er berechnete auf 1 Kubikmillimeter ejakulierter Samenflüssigkeit 60876 Spermien. „Auf das Gesamtejakulat berechnet, ergaben sich beim Menschen, dessen Ejakulat im Mittel 3373 cmm beträgt, über 200 Millionen Spermien. LODE berechnet daraus, daß ein Mann während seiner zeugungsfähigen Jahre rund 340 Billionen Samenfäden hervorbringt" (WALDEYER). Beim Manne wird daher zum Teil durch die viel größere Menge der Samenfäden der Unterschied ausgeglichen, der sich aus ihrer Kleinheit im Vergleich zu den vielmals größeren, aber in geringerer Zahl produzierten Eiern ergibt.

Angesichts der außerordentlichen Verschiedenheit zwischen männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukten läßt sich die Frage aufwerfen: Warum sind die männlichen Geschlechtszellen so klein und fadenförmig und von den Eiern so abweichend gebaut?

Die Unähnlichkeit zwischen den männlichen und weiblichen Geschlechtszellen erklärt sich daraus, daß zwischen beiden, indem sie sich verschiedenen Aufgaben angepaßt haben, eine Arbeitsteilung stattgefunden hat. — Die weibliche Zelle hat die Aufgabe übernommen, für die Substanzen zu sorgen, welche zur Ernährung und Vermehrung des Zellprotoplasmas bei einem raschen Ablauf der Entwicklungsprozesse erforderlich sind. Sie hat daher im Eierstock Dottermaterial, Reservestoffe für die Zukunft in sich aufgespeichert und ist dementsprechend groß und unbeweglich geworden. Da nun aber zum Zustandekommen eines Entwicklungsprozesses noch die Vereinigung mit einer zweiten Zelle eines anderen Individuums erforderlich ist, ruhende Körper sich aber nicht vereinigen können, so hat sich zur Lösung dieser zweiten Aufgabe der männliche Elementarteil entsprechend verändert. Er hat sich zum Zweck der Fortbewegung, und um die Vereinigung mit der ruhenden Eizelle zu ermöglichen, in einen kontraktilen Faden umgebildet und hat sich aller Substanzen vollständig entledigt, welche, wie z. B. das Dottermaterial, diesem Hauptzweck hinderlich sind. Dabei hat er zugleich auch eine Form angenommen, welche für den Durchtritt durch die Hüllen, mit denen sich das Ei zum Schutz umgibt, und für das Einbohren in den Dotter die zweckmäßigste ist.

Für die Richtigkeit dieser Auffassung sprechen vor allen Dingen die Verhältnisse im Pflanzenreiche. Man findet niederste Pflanzen, bei denen die beiden kopulierenden Geschlechtszellen ganz gleichartig, nämlich klein und unbeweglich sind, und andere verwandte Arten, bei welchen sich eine allmählich erfolgende Differenzierung in der Weise beobachten läßt, daß die eine Zelle größer, dotterreicher und unbeweglich, die andere dagegen kleiner und beweglicher wird. Hiermit hängt dann in selbstverständlicher Weise zusammen, daß jetzt das ruhende Ei von der schwärmenden Zelle aufgesucht werden muß.

Noch einige physiologische Bemerkungen mögen hier Platz finden. Im Vergleich zu anderen Zellen des tierischen Körpers und namentlich im Vergleich zu den Eiern zeichnen sich die Samenfäden durch größere Lebensdauer und Widerstandsfähigkeit aus, was für das Gelingen des Befruchtungsprozesses in vielen Fällen von Wichtigkeit ist. Nach ihrer Lösung aus dem Zellenverbande verweilen die Samenfäden monatelang im Hoden und Samenleiter, ohne ihre befruchtende Kraft einzubüßen. Auch in die weiblichen Geschlechtswege eingeführt, scheinen sie noch längere Zeit, beim Menschen vielleicht einige Wochen lang, lebensfähig zu bleiben. Für mehrere Tiere ist dies mit Bestimmtheit nachweisbar. So ist von Fledermäusen bekannt, daß sich der Samen

in der Gebärmutter des Weibchens während des ganzen Winters hindurch lebendig erhält, und vom Huhn weiß man, daß es noch bis zum 18. Tage nach Entfernung des Hahns befruchtete Eier legen kann.

Äußeren Eingriffen gegenüber erweist sich der Samen sehr viel widerstandskräftiger als die Eizelle, die leicht geschädigt und abgetötet wird. Wenn man z. B. Samen gefrieren läßt und wieder auftaut, kehrt die Bewegung der Samenfäden wieder. Viele Salze, wenn sie nicht in zu starker Konzentration angewandt werden, wirken nicht schädigend. Narkotica in starker Konzentration und bei längerer Einwirkung machen die Fäden bewegungslos, ohne sie aber zunächst abzutöten; denn durch Entfernung des schädigenden Mittels kann man sie wiederbeleben.

Alkalische Lösungen regen in starker Verdünnung die Bewegung der Samenfäden an, Säuren dagegen, auch wenn sie sehr verdünnt sind, führen den Tod herbei. Demgemäß wächst auch in allen tierischen Flüssigkeiten von alkalischer Reaktion die Lebhaftigkeit der Bewegung, während sie in sauren Lösungen sehr bald erlischt.

Geschichte. Die Entdeckung, daß Ei und Samenfaden einfache Zellen sind, ist für das Verständnis des ganzen Entwicklungsprozesses von außerordentlicher Tragweite. In vollem Maße kann dies nur derjenige würdigen, welcher die Vorstellungen, die im 16. bis 18. Jahrhundert über das Wesen der Geschlechtsprodukte geherrscht haben, mit unseren heutigen Vorstellungen vergleicht. Ich verweise daher den Leser auf die der X. Auflage hinzugefügte Geschichte der Entwicklungslehre, und besonders auf die Abschnitte, die von den Theorien der Präformation, der Epigenese und des Panspermatismus handeln. Die Erkenntnis, daß Ei und Samenfaden tierische Zellen sind, ist erst im 19. Jahrhundert langsam Schritt für Schritt, gewonnen worden.

Was die Eizellen betrifft, so begann eine Reihe wichtiger Arbeiten mit der Untersuchung PURKINJES 1825 über das Hühnerei, in welchem das Keimbläschen zum ersten Male beobachtet wurde. Ihr folgte alsbald 1827 die berühmte Entdeckung des immer vergebens gesuchten Eies der Säugetiere durch C. E. v. BAER. Umfassende und vergleichende Untersuchungen über den Bau des Eies im Tierreich lieferte 1836 R. WAGNER, der hierbei zuerst auch im Keimbläschen den Keimfleck (Macula germinativa) entdeckte.

Mit der Begründung der Zellentheorie trat naturgemäß auch die Frage in den Vordergrund, inwieweit das Ei seiner Struktur nach als Zelle aufzufassen sei, eine Frage, die jahrzehntelang in verschiedenem Sinne beantwortet wurde. Zwar erklärte schon SCHWANN, wenn auch mit einer gewissen Reserve, in seinen mikroskopischen Untersuchungen (1839), daß das Ei eine Zelle und das Keimbläschen ihr Kern sei; andere Zeitgenossen (BISCHOFF usw.) aber ließen schon das Keimbläschen eine Zelle sein und den Dotter eine Umhüllungsmasse um sie bilden. Eine Übereinstimmung der Anschauungen wurde hier erst herbeigeführt, als in der Histologie der Begriff „Zelle“ überhaupt eine schärfere Fassung, namentlich durch eine richtigere Erkenntnis des Zellenbildungsprozesses durch die Arbeiten von NÄGELI, KÖLLIKER, REMAK, LEYDIG u. a. erhielt.

Eine besondere Schwierigkeit verursachte die Beurteilung der Eier mit gesondertem Bildungs- und Nahrungsdotter und mit partieller Furchung. Zwei Ansichten haben sich hier lange Zeit einander gegenüber

gestanden. Nach der einen Ansicht sind die Eier mit polständigem Nahrungsdotter (die Eier der Reptilien, Vögel usw.) zusammengesetzte Bildungen, die nicht als einfache Zellen bezeichnet werden können. Nur der Bildungsdotter mit dem Keimbläschen ist dem Ei der Säugetiere zu vergleichen, der Nahrungsdotter dagegen ist etwas der Eizelle von außen neu Aufgelagertes, eine Produktion des Follikelepithels. Die Kügelchen des weißen Dotters werden für ein- und vielkernige Dotterzellen erklärt. Bildungs- und Nahrungsdotter zusammen werden dem ganzen Inhalt des GRAAFschen Bläschens der Säugetiere verglichen. So äußerten sich mit geringen Modifikationen im einzelnen H. MECKEL, ALLEN, THOMSON, ECKER, STRICKER, HIS u. a. Diese Anschauungen mußten als irrig später aufgegeben werden.

Nach der entgegengesetzten Ansicht von LEUCKART, KÖLLIKER, GEGENBAUR, HAECKEL, VAN BENEDEN, BALFOUR usw. ist das Ei der Vögel ebensogut eine einfache Zelle wie das Ei der Säugetiere; der Vergleich mit einem GRAAFschen Bläschen ist zurückzuweisen. Der Dotter enthält niemals Zellen eingeschlossen, sondern nur Nahrungsbestandteile. Wie KÖLLIKER besonders gegen HIS gezeigt hat, schließen die weißen Dotterkügelchen keine mit echten Zellenkernen vergleichbare Bildungen ein und können daher auch nicht für Zellen erklärt werden. „Die Eier der Wirbeltiere mit partieller Furchung sind somit“, wie schon 1861 GEGENBAUR scharf formuliert hat, „keine wesentlich zusammengesetzteren Gebilde als die der übrigen Wirbeltiere; sie sind nichts anderes als zu besonderen Zwecken eigentümlich umgewandelte, kolossale Zellen, die aber nie diesen ihren Charakter aufgeben.“ — An dieser Auffassung wird nichts geändert, auch wenn es sich herausstellen sollte, daß der Dotter von dem Follikelepithel mitgebildet und etwa als Sekret von ihm ausgeschieden werden sollte. In diesem Fall hätten wir es nur mit einer besonderen Art der Ernährung des Eies zu tun, dessen Zellennatur dadurch nicht in Frage gestellt werden kann.

Im Dotter sind verschiedene Bestandteile mit besonderen Namen belegt worden. REICHERT unterschied zuerst an dem Vogelei die feinkörnige Masse, welche das Keimbläschen einschließt und die Keimscheibe herstellt, als Bildungsdotter, weil sie allein am Furchungsprozeß teilnimmt und den Embryo liefert; die andere Hauptmasse des Eies nannte er Nahrungsdotter, da sie nicht in Zellen zerfällt und später, in einen Dottersack eingeschlossen, als Nahrungsmaterial aufgebraucht wird. HIS hat dafür die Bezeichnung Haupt- und Nebenkeim eingeführt.

Während die Nomenklatur von REICHERT und HIS nur für die Eier mit polständigem Nahrungsdotter paßt, hat VAN BENEDEN (1870) von allgemeineren Gesichtspunkten aus eine Einteilung der Eisubstanzen vorgenommen. Er unterscheidet die protoplasmatische Grundsubstanz des Eies, in welcher sich, wie überhaupt in jeder Zelle, die Lebensprozesse abspielen, von den Reserve- und Nährstoffen, die in Form von Körnern, Plättchen und Kugeln in das Protoplasma abgelagert sind, und bezeichnet die letzteren als Deutoplasma. Jedes Ei besitzt beide Bestandteile, nur in verschiedenen Mengeverhältnissen, in anderer Form und Verteilung. Das letztere Verhältnis hat BALFOUR zu einem Einteilungsprinzip gewählt und hiernach die drei Gruppen der alecithalen, telolecithalen und centrolecithalen Eier aufgestellt, wofür ich die Bezeichnung „dotterarme Eier, Eier mit polständigem und Eier mit mittelständigem Nahrungsdotter“ gewählt habe.

In der neueren Zeit hat sich die Untersuchung der feineren Struktur des Keimbläschens zugewandt, in welchem KLEINENBERG noch ein besonderes protoplasmatisches Kerngerüst oder Kernnetz, das seitdem als beständige Bildung durch zahlreiche Untersuchungen nachgewiesen ist, zuerst beobachtet hat. Am Keimfleck bezeichnete ich zwei chemisch und morphologisch unterschiedene Substanzen als Nucleïn und Paranucleïn, über deren Bedeutung und Rolle in der Entwicklung die Untersuchungen noch nicht abgeschlossen sind. Die Chromatinfäden im Keimbläschen der Amphibien und Selachier untersuchten FLEMMING, SCHULTZE, RÜCKERT, BORN usw. —

Noch mehr als die Eier haben die Samenfäden in früheren Jahrhunderten die verschiedenartigste Beurteilung erfahren. Auch hier möge der Leser das Nähere über ihre Entdeckung im Jahre 1677 und über die Rolle, die sie im Streit der Ovisten und Animalkulisten gespielt haben, in dem geschichtlichen Abschnitt (S. 18) nachschlagen.

Am Anfang des 19. Jahrhunderts glaubte man nach Beseitigung der Präformationstheorie den Samenfäden keine Bedeutung für die Befruchtung beimessen zu sollen, indem man die Flüssigkeit befruchten ließ. Noch in den ersten vier Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts hielt man fast allgemein die Samenfäden für selbständige parasitische Geschöpfe (Spermatozoa), den Infusorien vergleichbar. Sogar in JOH. MÜLLERS Physiologie heißt es: „Ob die Samentierchen parasitische Tiere oder belebte Urteilchen des Tieres, in welchem sie vorkommen, sind, läßt sich für jetzt noch nicht mit Sicherheit beantworten."

Die Entscheidung wurde durch vergleichend-histologische Untersuchungen des Samens im Tierreich und durch das physiologische Experiment herbeigeführt.

In zwei Aufsätzen („Beiträge zur Kenntnis der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Tiere", sowie „Bildung der Samenfäden in Bläschen") zeigte KÖLLIKER, daß bei manchen Tieren, wie z. B. bei den Polypen, der Samen nur aus Fäden besteht, während die Flüssigkeit ganz fehlt, daß ferner die Fäden sich in Zellen entwickeln und daher tierische Elementarteile selbst sind. Gleiches fand REICHERT für die Nematoden. Durch das physiologische Experiment aber erkannte man, daß Samenflüssigkeit mit unreifen, bewegungslosen Fäden und ebenso filtrierter, reifer Samen nicht befruchtet. Dies wurde für die Anschauung bestimmend, daß die Samenfäden die bei der Befruchtung wirksamen Teile sind, und daß die bei den höheren Tieren unter komplizierten Geschlechtsverhältnissen hinzutretenden Flüssigkeiten nur als „Menstruum der Samenkörperchen von untergeordneter physiologischer Bedeutung angesehen werden dürfen".

Seitdem haben unsere Kenntnisse 1. über den feineren Bau und 2. über die Entwicklung der Samenfäden noch weitere Fortschritte gemacht. Was den ersten Punkt betrifft, so lernte man namentlich durch Arbeiten von LA VALETTE und SCHWEIGGER-SEIDEL Kopf, Mittelstück und Schwanz unterscheiden und ihre verschiedenen chemischen und physikalischen Eigenschaften kennen. Die von KÖLLIKER geäußerte Anschauung, daß für gewöhnlich die Samenfäden die umgewandelten und in die Länge gewachsenen Kerne der Samenzellen seien, erlitt Modifikationen. Nach den Untersuchungen von LA VALETTE entsteht nur der Kopf des Samenfadens aus dem Kern, der Schwanz dagegen aus dem Protoplasma der Spermatide. Endlich führte FLEMMING den überzeugenden Nachweis, daß es nur das Chromatin des Kernes ist, welches sich zum Samenfadenkopf

umbildet. Wichtige Untersuchungen über die Entwicklung der Samenfäden von verschiedenen Tieren haben VAN BENEDEN und JULIN, RETZIUS, PLATNER, HERMANN, HENKING, OSCAR HERTWIG, VOM RATH, MEVES u. a. gegeben.

In der letzten Zeit war das Augenmerk der Untersucher besonders auf die Entstehung des Mittelstücks des Samenfadens gerichtet, weil dieser Teil beim Befruchtungsprozeß als Centrosoma eine sehr wichtige Rolle spielt. Bezüglich der neueren Literatur über Spermatogenese, welche jährlich um viele Nummern anwächst, wird auf den letzten zusammenfassenden Bericht von HERMANN in MERKEL und BONNETS Ergebnissen 1897, sowie auf WALDEYERS Darstellung im Handbuch der Entwicklungslehre, Kap. 1, und auf die Jahresberichte verwiesen.

ZWEITES KAPITEL.

Die Reifeerscheinungen des Eies, Vergleich der Ei- und Samenbildung, Befruchtungsprozeß.

1. Die Reifeerscheinungen.

Eier, wie sie im vorausgegangenen Kapitel beschrieben wurden, sind noch nicht entwicklungsfähig, auch wenn sie die normale Größe erlangt haben. Bei Zusatz reifen Samens bleiben sie unbefruchtet. Sie sind, mit einem Worte, noch unreif. Um befruchtet werden zu können, müssen sie zuvor eine Reihe von Veränderungen durchmachen, welche ich als die Reifeerscheinungen zusammengefaßt habe.

Zu ihrem Verständnis ist eine Kenntnis des Prozesses der Kernteilung erforderlich. Der Prozeß besteht im wesentlichen darin, daß die im ruhenden Kern vorhandenen, verschiedenen chemischen Substanzen (siehe S. 61) sich schärfer voneinander trennen, typische Umlagerungen eingehen und unter Auflösung der Kernmembran mit dem Protoplasmakörper in eine nähere Wechselbeziehung treten. Besonders fällt hierbei die gesetzmäßige Anordnung des Chromatins in die Augen; sie ist auch in ihren Einzelheiten bisher am genauesten und sichersten verfolgt worden, während betreffs des Schicksals der übrigen Kernsubstanzen noch manches in Dunkel gehüllt ist.

Das Chromatin des Kerns wandelt sich bei der Teilung in eine für jede Tierart konstante Anzahl von feinen Fadenabschnitten um, welche untereinander nahezu gleich lang, meist gekrümmt und nach den einzelnen Tier- und Pflanzenarten von abweichender Form und Größe sind: bald sehen sie wie Schleifen, wie Haken, wie Stäbchen oder, wenn sie sehr klein sind, wie Körner aus. WALDEYER hat für die Fadenabschnitte aus Chromatin die allgemein zutreffende Bezeichnung Chromosomen vorgeschlagen, für welche ich hier und da auch das ebenso passende Wort „Kernsegmente“ gebrauchen werde. Das Wort drückt zugleich einen sehr charakteristischen Vorgang der indirekten Teilung aus, welcher darin besteht, daß das Chromatin in Segmente zerlegt wird. Deswegen werde ich auch das Wort „Kernsegmentierung“ neben den Bezeichnungen „indirekte Kernteilung“, „Mitose“ und „Karyokinese“ verwenden.

Die Kernsegmente (Chromosomen) ordnen sich genau in der Mitte der Kernteilungsfigur in regelmäßiger Weise nebeneinander an (Fig. 27 A)

und zerfallen im Verlaufe der Teilung durch eine **Längsspaltung** in je zwei, eine Zeitlang parallel verlaufende und noch eng verbundene **Tochtersegmente**. Dieselben weichen dann in zwei Gruppen auseinander (Fig. 27 B, C, D) und werden in gleicher Zahl auf die Tochterzellen verteilt, wo sie eine Grundlage für neue bläschenförmige Kerne bilden.

Für den Prozeß der Kernsegmentierung ist ferner charakteristisch: 1. das Auftreten **zweier Pole**, welche allen Zellbestandteilen als Mittelpunkt für ihre Anordnung dienen; 2. die Ausbildung der sogenannten **Kernspindel**; 3. die **strahlige Anordnung des Protoplasma** um die beiden Pole.

Was die beiden **Teilungspole** betrifft, so liegt einem jeden ein außerordentlich kleines Kügelchen einer schwer färbbaren Substanz zugrunde, das **Zentralkörperchen** (**Centrosoma**, corpuscule polaire).



Fig. 27. **Schema der Kernteilung** nach RABL. In Figur A sieht man die aus zarten achromatischen Fasern gebildete Spindel mit den Protoplasmastrahlungen an ihren Spitzen und mit den chromatischen Schleifen in ihrer Mitte. An letzteren ist bereits eine Längsspaltung der Fäden eingetreten. In Figur B sind die durch die Spaltung entstandenen Tochterfäden nach entgegengesetzten Richtungen auseinandergerückt. In Figur C beginnen sie sich in regelmäßiger Weise zu zwei Gruppen von Schleifen anzuordnen. In Figur D liegen beide Gruppen von Tochterschleifen nahe den beiden Polenden der Spindel.

Zwischen den Centrosomen bildet sich die **Kernspindel** aus. Sie besteht aus zahlreichen, sehr feinen, parallel angeordneten Spindelfäserchen, die wahrscheinlich vom Liningerüst des ruhenden Kerns abstammen und in ihrer Mitte etwas weiter auseinanderliegen, während sie mit ihren Enden nach den Polen zu konvergieren. Dadurch erhält das Bündel der Fäserchen mehr oder minder die Form einer Spindel.

In der Umgebung der Centrosomen beginnt sich der Protoplasmakörper der Zelle in einer Weise anzuordnen, als ob von ihnen gleichsam eine polare Wirkung ausgeübt würde. Es entsteht eine Figur wie um die Enden eines Magneten, die in Eisenfeilspäne eingetaucht sind. Das Protoplasma bildet zahlreiche feine Fäden, welche sich in radiärer Richtung um die Centrosomen als Mittelpunkte oder Attraktionszentren herum gruppieren. Erst sind sie kurz und auf die allernächste Umgebung der Attraktionszentren beschränkt. Während des Verlaufs des Teilungsprozesses aber werden sie immer länger, bis sie sich endlich durch den ganzen Zellkörper erstrecken. Die Protoplasmafigur um die Pole wird in der Literatur als Plasmastrahlung, **Strahlenfigur**, **Stern**, **Sonne**, **Attraktionssphäre** usw. beschrieben, indem die Fäden den von einem Himmelskörper ausgehenden Lichtstrahlen verglichen werden.

Das sind kurz die verschiedenartigen Elemente, aus denen sich die Kernteilungsfiguren zusammensetzen. Centrosomen, Spindel und die beiden Plasmastrahlungen werden von FLEMMING als der achromatische Teil der Kernteilungsfigur zusammengefaßt und den verschiedenen Bildern, die durch Umordnung des Chromatins entstehen und den chromatischen Teil der Figur bilden, gegenübergestellt.

Nach den Vorbemerkungen über das Wesen der Kernteilung können wir uns zum Studium der Reifeerscheinungen wenden. Sie beginnen mit Veränderungen des Keimbläschens, die teils bei kleinen, durchsichtigen Eiern wirbelloser Tiere, wie der Echinodermen und Nematoden (Pferdespulwurm), teils an Schnittserien dotterreicher Eier von Wirbeltieren (Amphibien, Selachier) verfolgt worden sind.

Das Keimbläschen rückt aus der Mitte des Eies — zur Grundlage der Beschreibung mag uns das Ei eines Echinoderms dienen — allmählich nach der Oberfläche empor und schrumpft ein wenig ein (Fig. 28 A), indem Flüssigkeit in den umgebenden Dotter austritt; seine Kernmembran schwindet, der Keimfleck wird undeutlich und zerfällt in kleine Fragmente (Fig. 28 B *kf*). Während dieser Rückbildung des Keimbläschens entsteht, wie allgemein bei geeigneter

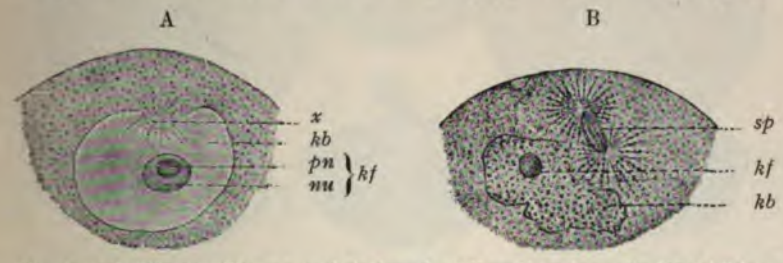


Fig. 28. **Ausschnitte von Eiern von Asterias glacialis.** Sie zeigen die Rückbildung des Keimbläschens (*kb*). In Figur A beginnt dasselbe zu schrumpfen, indem ein Protoplasmahöcker (*x*) mit einer Strahlung in sein Inneres eindringt und die Membran daselbst auflöst. Der Keimfleck (*kf*) ist noch deutlich, aber in zwei Substanzen, Nucleïn (*nu*) und Paranucleïn (*pn*), gesondert. In Figur B ist das Keimbläschen (*kb*) ganz geschrumpft, seine Membran ist aufgelöst, der Keimfleck (*kf*) nur noch in kleinen Resten vorhanden; in der Gegend des Protoplasmahöckers der Figur A ist eine Kernspindel (*sp*) in Ausbildung begriffen.

Behandlung mit Reagentien wahrgenommen werden kann, aus einzelnen Bestandteilen seines Inhalts eine Kernspindel (Fig. 28 B *sp*), also jene oben beschriebene Form des Kerns, welche man im Tier- und Pflanzenreich im Vorbereitungsstadium zur Zellteilung antrifft.

Die Kernspindel verfolgt den vom Keimbläschen bereits eingeschlagenen Weg noch weiter, bis sie mit ihrer Spitze an die Oberfläche des Dotters anstößt, wo sie sich mit ihrer Längsachse in die Richtung eines Eiradius stellt (Fig. 29 I *sp*). Bald kommt es hier zu einem Prozeß, der von der gewöhnlichen Zellteilung nur dadurch unterschieden ist, daß die beiden Teilungsprodukte von sehr ungleicher Größe sind. Genauer gesagt, haben wir es also mit einer Zellknospung zu tun. An der Stelle, wo die Kernspindel mit ihrer einen Spitze anstößt, wölbt sich der Dotter zu einem kleinen Hügel empor, in den die Spindel selbst zur Hälfte hineinrückt (Fig. 29 II). Der Hügel schnürt sich darauf an seiner Basis ein und löst sich mit der Hälfte der Spindel vom Dotter als eine sehr

kleine Zelle ab (Fig. 29 III rk^1). Hierauf wiederholt sich genau derselbe Vorgang noch einmal, nachdem sich die im Ei zurückgebliebene Hälfte der Spindel, ohne in das bläschenförmige Ruhestadium des Kerns zuvor eingetreten zu sein, wieder zu einer ganzen Spindel ergänzt hat (Fig. 29 IV).

Es liegen nun dicht beieinander zwei Kügelchen, welche aus Protoplasma und Kern bestehen und daher den Wert von kleinen Zellen besitzen, der Oberfläche des Dotters auf (Fig. 29 V rk^1 rk^2) und sind hier oft noch zu einer Zeit, wo das Ei bereits in einen Haufen von Zellen geteilt ist, unverändert nachzuweisen. Sie sind schon aus älterer Zeit unter dem Namen der Richtungskörper oder Polzellen bekannt. Den letzteren Namen haben sie deswegen erhalten, weil sie bei Eiern, an denen ein animaler Pol zu unterscheiden ist, stets an diesem ihren Ursprung nehmen. Nach Beendigung des zweiten Knospungsprozesses ist die Hälfte der Kernspindel, deren andere Hälfte bei der Bildung

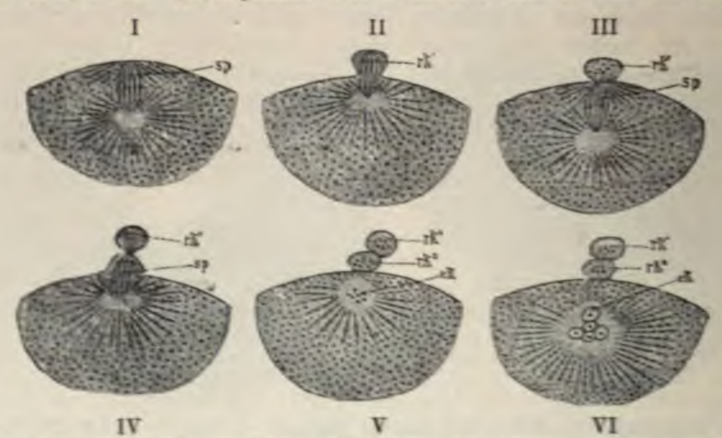


Fig. 29. **Bildung der Richtungskörperchen oder Polzellen bei Asterias glacialis.** In Fig. I ist die Kernspindel *sp* an die Oberfläche des Eies gerückt. In Fig. II hat sich ein kleiner Hügel (rk^1) gebildet, der die Hälfte der Spindel aufnimmt. In Fig. III ist der Hügel zu einer Polzelle (rk^1) abgeschnürt. Aus der Hälfte der früheren Spindel ist wieder eine zweite vollständige Spindel (*sp*) entstanden. In Fig. IV wölbt sich unter der ersten Polzelle ein zweiter Hügel hervor, der sich in Fig. V zur zweiten Polzelle (rk^2) abgeschnürt hat. Aus dem Rest der Spindel entwickelt sich der Eikern (*ek*) in Fig. VI.

der zweiten Polzelle beteiligt war, in der Dotterrinde zurückgeblieben (Fig. 29 V u. VI *ek*). Von ihr leitet sich ein neuer, kleiner, bläschenförmiger Kern her, der etwa einen Durchmesser von 13 μ erreicht. Von seiner Bildungsstelle aus wandert er in der Regel wieder nach der Mitte des Eies zurück (Fig. 30 *ek*).

Der Kern des reifen Eies (Fig. 30 *ek*) ist von mir als **Eikern,** von van Beneden als pronucleus femelle oder weiblicher Vorkern bezeichnet worden. Er darf mit dem Keimbläschen des unreifen Eies nicht verwechselt werden. Man vergleiche die bei derselben Vergrößerung gezeichneten Figuren, das unreife (Fig. 31) und das reife Ei (Fig. 30) eines Echinoderms. Das Keimbläschen ist von sehr ansehnlicher Größe, der Eikern verschwindend klein; am Keimbläschen unterscheidet man eine deutliche Kernmembran, ein Kernnetz und einen Keimfleck; dagegen sieht der Eikern im lebenden Zustand nahezu homogen aus, ist ohne Keimflecke und gegen das Protoplasma durch keine feste Mem-

bran abgegrenzt. Ähnliche Unterschiede kehren überall im Tierreich in der Beschaffenheit des Keimbläschens und des Eikerns wieder.

Die Bildung von Polzellen und die hiermit zusammenhängende Umwandlung des Keimbläschens in einen so außerordentlich viel kleineren Eikern ist eine im Tierreich allgemein verbreitete Erscheinung. Polzellen sind überall bei Cölenteraten und Echinodermen, bei Würmern und bei Mollusken beobachtet worden. Bei der Eireife der Arthropoden schienen sie nach den älteren Beobachtungen nicht vorzukommen, sie sind aber in der Neuzeit bei zahlreichen Arten von mehreren Seiten, besonders von BLOCHMANN, WEISMANN, PLATNER, HENKING usw., aufgefunden worden. Auch im Stamm der Wirbeltiere haben wir Polzellen bei Vertretern aller Klassen (Amphioxus, Cyclostomen, Fischen, Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren) kennen gelernt.



Fig. 30. **Reifes Ei eines Echinoderms.** Es schließt im Dotter den sehr kleinen, homogenen Eikern (*ek*) ein. 300 mal vergr.

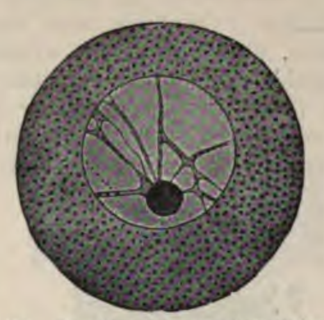


Fig. 31. **Unreifes Ei aus dem Eierstock eines Echinoderms.** 300 mal vergr.

Während der Reifung der durch ihren Dotterreichtum und ihre Größe ausgezeichneten Eier der Fische, Amphibien, Reptilien und Vögel erfährt das entsprechend große Keimbläschen mit seinen zahlreichen Nukleolen eine rückschreitende Metamorphose. Stets steigt es, wie von OELLACHER bei Knochenfischen, von mir und BORN bei den Amphibien Schritt für Schritt verfolgt worden ist, aus der Mitte



Fig. 32. **In der Reife begriffenes Froschei.** Das Keimbläschen *kb* mit zahlreichen Keimflecken (*kf*) liegt ganz an der Oberfläche des animalen Poles als plattgedrückter linsenförmiger Körper.

des Dotters nach der Oberfläche zum animalen Pol empor (Fig. 32 *kb*). Hier plattet es sich unmittelbar unter der Dotterhaut, indem es zugleich etwas schrumpft, zu einem flachen, scheibenförmigen Körper ab. Weitere Veränderungen, die im einzelnen sehr mühsam zu verfolgen sind, spielen sich in verhältnismäßig kurzer Zeit, und zwar bei den Amphibien dann ab, wenn sich die Eier aus dem Ovarium loslösen. Denn untersucht man bei ihnen solche, die in die Bauchhöhle schon entleert oder in die Eileiter eingetreten sind, so findet man regelmäßig

das Keimbläschen mit seinen Keimflecken geschwunden. Über die hierbei stattfindenden feineren Vorgänge haben uns OSCAR SCHULTZE und BORN, was die Amphibien, KASTSCHENKO und RÜCKERT, was die Selachier betrifft, durch vorzügliche Untersuchungen aufgeklärt. Die schon früher (S. 61) erwähnten, außerordentlich feinen Chromatinfäden (Fig. 8) verkürzen sich sehr stark und lassen sich in demselben Maße, als sie sich verkürzen, durch Färbung deutlicher hervorheben. Während sie früher im Keimplasma mehr gleichmäßig verteilt waren, werden sie jetzt in seiner Mitte zusammengedrängt. Hier findet man sie stets paarweise angeordnet, welcher Befund von RÜCKERT in der Weise ausgelegt wird, daß der Paarling durch Längsspaltung eines ursprünglich einfachen Fadens zustande gekommen ist.

Wie die Kernfäden, wandern auch die Keimflecke von der Peripherie nach der Mitte des Keimbläschens (Fig. 10); hier beginnen sie in Körnerhaufen zu zerfallen und ihre Färbbarkeit mit Karmin einzubüßen; schließlich sind sie, wahrscheinlich weil sie sich aufgelöst haben, überhaupt nicht weiter nachzuweisen. Auch die Membran des Keimbläschens wird aufgelöst und sein Inhalt im Ei verteilt sich bis auf einen kleinen Rest, der bestehen bleibt und eine typische Kernspindel liefert, welche im Verhältnis zur bedeutenden Größe des Eies ganz außerordentlich klein ist (Fig. 33). Ihre Chromosomen stammen



Fig. 33. **Erste Polspindel des Tritoneies,** nach CARNOY und LEBRUN.



Fig. 34. **Erste Polzelle und zweite Polspindel des Tritoneies,** nach CARNOY und LEBRUN.

von den paarweise verbundenen Chromatinfäden her, die sich in der Mitte des Keimbläschens zu einem Haufen zusammengedrängt hatten. Nachdem die Kernspindel mit ihrer einen Spitze bis an die Oberfläche des Dotters emporgestiegen ist (Fig. 33), wird auch hier in der typischen Weise, wie sie auf S. 83 dargestellt worden ist, die erste Polzelle gebildet (Fig. 34), worauf aus der im Ei verbliebenen Spindelhälfte die zweite Polspindel hervorgeht. Dies geschieht beim Übertritt des Eies aus der Bauchhöhle in den Eileiter oder im ersten Teil desselben. Die zweite Polzelle wird erst später nach eingetretener Befruchtung abgeschnürt. Der Eikern ist nicht viel größer als ein Keimfleck; er ist der einzige Rest, welcher von der beträchtlichen Substanzmasse des Keimbläschens als wirksamer und morphologisch noch nachweisbarer Bestandteil in dem reifen Ei erhalten geblieben ist.

Bei den Säugetieren, deren Eireife von VAN BENEDEN, TAFANI, L. GERLACH, SOBOTTA u. a. untersucht worden ist, rückt das Keimbläschen mehrere Wochen vor dem Platzen des GRAAFschen Bläschens an die Oberfläche des Dotters und ist zur Zeit des Follikelsprungs geschwunden; an seine Stelle ist jetzt die erste Polspindel getreten (Fig. 35). Sie hat nach der Darstellung, welche SOBOTTA vom Mäuseei gegeben

hat, zuerst eine tangentiale Lage, stellt sich dann radial ein und erzeugt die erste Polzelle (Fig. 36). Auf diesem Stadium gelangt das Ei, umgeben von der Corona radiata der Follikelzellen, in den Anfang des Eileiters und bildet hier, nachdem es zuvor befruchtet worden ist, noch die zweite Polzelle (Fig. 37). Übrigens soll bei den Mäusen zuweilen nur eine einzige Polzelle abgeschnürt werden, eine Angabe, welche mir noch einer weiteren Erklärung zu bedürfen scheint.

Eine sehr interessante Tatsache haben WEISMANN und BLOCHMANN bei den Arthropoden entdeckt. Bei Eiern nämlich, welche sich parthenogenetisch weiter entwickeln (bei Sommereiern von Polyphemus, Bythotrephes, Moina, Leptodora, Daphnia, sowie von Aphiden), wird meist nur e i n e e i n z i g e Polzelle ausgestoßen, während bei Eiern, die zur Weiterentwicklung noch der Befruchtung bedürfen, sich immer zwei bilden. Doch läßt sich zurzeit dieser Gegensatz noch nicht als allgemeines Gesetz aufstellen; denn bei Liparis dispar fand PLATNER,

Fig. 35. Fig. 36.

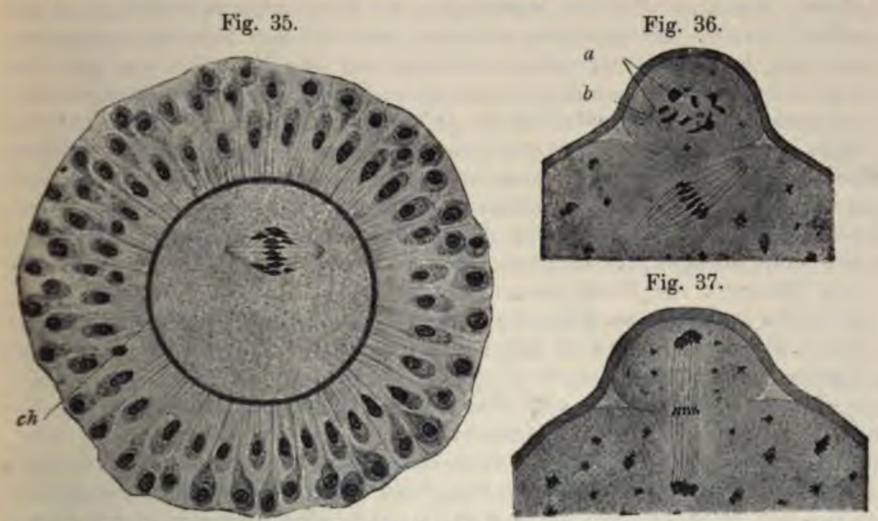


Fig. 37.

Fig. 35. **Ei der Maus mit erster Polspindel und Corona radiata,** nach SOBOTTA. *ch* Zona pellucida.

Fig. 36 und 37. **Bildung der ersten** (Fig. 36) **und zweiten** (Fig. 37) **Polzelle der Maus,** nach SOBOTTA. Vergr. 1200:1.

Fig. 36. Die zweite Polspindel ist noch nicht radial eingestellt. *a* erste Polzelle; *b* ihr Kern.

Fig. 37. Die zweite Polspindel ist in Teilung begriffen, mit deutlicher Zellplatte.

daß in den parthenogenetischen Eiern ebenso wie in den befruchteten z w e i Polkerne entstehen, von denen der erste sich nochmals teilt. Zu demselben Ergebnis gelangte BLOCHMANN bei Untersuchung von unbefruchteten Bieneneiern, aus denen sich Drohnen entwickeln.

Auf Grund der außerordentlich zahlreichen Untersuchungen, welche sich über alle Klassen des Tierreichs erstrecken, kann jetzt als f e s t s t e h e n d e R e g e l b e t r a c h t e t w e r d e n, d a ß E i e r m i t K e i m b l ä s c h e n n i e m a l s b e f r u c h t u n g s - u n d e n t w i c k l u n g s f ä h i g s i n d, d a ß d a s K e i m b l ä s c h e n a u s n a h m s l o s a u f g e l ö s t w i r d u n d d a ß s i c h a u s s e i n e n B e s t a n d t e i l e n e i n s e h r k l e i n e r E i k e r n b i l d e t. W ä h r e n d d e r U m w a n d l u n g e n t s t e h e n a u s n a h m s l o s P o l z e l l e n.

Mit den Reifeerscheinungen läßt sich die polare Differenzierung, die im ersten Kapitel bei vielen dotterreichen Eiern nachgewiesen wurde, in einen ursächlichen Zusammenhang bringen. Ohne Ausnahme wird derjenige Teil der Eikugel, zu welchem das Keimbläschen emporsteigt, und an welchem die Polzellen abgeschnürt werden, der animale Pol. Daß sich hier Protoplasma in größerer Menge ansammelt, ist zum Teil darauf zurückzuführen, daß es mit dem Kern, der ja meist ein Attraktionszentrum für das Protoplasma abgibt, an die Oberfläche des Eies gelangt.

Geschichte. Der Einblick in die Reifeerscheinungen des Eies, wie sie auf den vorausgegangenen Seiten im Zusammenhang dargestellt worden sind, ist erst auf vielen Umwegen und nach Beseitigung vieler Mißverständnisse gewonnen worden. Schon im Jahre 1825 fand PURKINJE, der Entdecker des Keimbläschens im Hühnerei, daß dieses in Eiern, die dem Ovidukt entnommen wurden, verschwunden sei, und schloß daraus, daß es durch die Kontraktionen des Eileiters zersprengt und sein Inhalt (eine lympha generatrix) mit dem Keim vermischt werde. Daher der Name Vesicula germinativa. Ähnliches wurde an diesen und anderen Objekten durch C. E. v. BAER, OELLACHER, GOETTE, KLEINENBERG, KOWALEVSKY, REICHERT usw. beobachtet. Auf der anderen Seite aber waren für viele Eier auch wieder die bestimmten Angaben gemacht worden, daß das Keimbläschen nicht verschwindet, sondern erhalten bleibt und bei der Furchung sich direkt in die Tochterkerne teilt, so von JOH. MÜLLER für Entoconcha mirabilis, von LEYDIG, GEGENBAUR, VAN BENEDEN für Rädertiere, Medusen usw.

Es standen sich daher in früheren Dezennien zwei Parteien gegenüber: die eine behauptete den Fortbestand des Keimbläschens und seine Teilung beim Furchungsprozeß, die andere ließ die Eizelle in ihrer Entwicklung einen kernlosen Zustand durchlaufen und erst infolge der Befruchtung wieder einen Kern erhalten.

Die strittigen Punkte wurden durch Untersuchungen, die BÜTSCHLI und ich gleichzeitig unternommen hatten, einer Klärung entgegengeführt.

Ich zeigte in meinem ersten Beitrag „Zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies", daß man in allen älteren Schriften nicht zwischen dem Kern des unreifen, des reifen und des befruchteten Eies unterschieden, sondern die Kerne vielfach verwechselt und für identisch gehalten habe, und stellte zuerst die Unterschiede zwischen dem Keimbläschen, Eikern und Furchungskern fest, welche Benennungen von mir eingeführt wurden. Ferner zeigte ich, daß der Schwund des Keimbläschens und die Entstehung des Eikerns der Befruchtung vorausgehen, und unterschied so die allgemein verwechselten und zusammengeworfenen Reife- und Befruchtungserscheinungen der Eizelle. Auch suchte ich wahrscheinlich zu machen, daß der Eikern vom Keimbläschen, und zwar von einem Nucleolus desselben abstamme, und verteidigte die These, daß das Ei bei seiner Reife keinen kernlosen Zustand durchläuft. Hierbei verfiel ich in einen Irrtum; ich übersah, wie alle früheren Forscher, den Zusammenhang zwischen der Bildung der Polzellen und dem Schwund des Keimbläschens, einen Vorgang, der bei meinem Untersuchungsobjekt schwieriger festzustellen war, weil er bereits im Eierstock abläuft.

In dieser Beziehung traten die vortrefflichen Untersuchungen von BÜTSCHLI ergänzend ein, der die Veränderungen des Keimbläschens mit

der Bildung der Polzellen in Zusammenhang brachte. Diese waren schon im Jahre 1848 durch Fr. Müller und Lovén entdeckt und von ersterem Richtungsbläschen genannt worden, weil sie stets an der Stelle liegen, wo später die erste Teilfurche erscheint. Auch war ihre weite Verbreitung im Tierreich durch viele Forscher nachgewiesen worden; Bütschli jedoch lenkte zuerst die Aufmerksamkeit auf die eigentümlichen, im Dotter sich abspielenden Vorgänge, bei deren Deutung er freilich in mehrfacher Hinsicht Irrtümer beging. Er ließ sich das ganze Keimbläschen in einen spindelförmigen Kern umwandeln, diesen an die Oberfläche rücken, alsdann in seiner Mitte eingeschnürt und in der Gestalt zweier Richtungskörper durch Kontraktionen des Dotters nach außen hervorgestoßen werden. Durch diesen Vorgang sollte das Ei kernlos werden und erst infolge der Befruchtung wieder einen Kern gewinnen.

In zwei weiteren Abhandlungen „Zur Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies" modifizierte ich die Bütschlische Lehre und brachte sie mit meinen vorausgegangenen Untersuchungen in Einklang, indem ich zeigte, daß das Keimbläschen sich nicht als solches direkt in die Kernspindel umwandelt, sondern sich teilweise auflöst, daß die Spindel in einer schwieriger zu untersuchenden Weise aus der Kernsubstanz ihren Ursprung nimmt, daß die Polzellen sich nicht durch Ausstoßung der Spindel, sondern durch einen echten Teilungs- oder Knospungsprozeß bilden, daß infolgedessen auch nach der Abschnürung der zweiten Polzelle das Ei nicht kernlos wird, sondern daß von der im Dotter zurückbleibenden Hälfte der sich teilenden Polspindel der Eikern hervorgeht, welcher mithin in letzter Instanz von Bestandteilen des Keimbläschens der unreifen Eizelle abstammt.

Bald darauf deutete auch Bütschli die Entwicklung der Richtungskörper als Zellknospung, desgleichen Giard und Fol, welcher eine sehr umfassende und gründliche Untersuchung über die Reifeerscheinungen des tierischen Eies geliefert hat. Später hat sich van Beneden gegen die Deutung des Prozesses als Zellknospung gewandt, gestützt auf Untersuchungen an Nematoden; doch können ihm hierin Boveri und O. Zacharias nicht beipflichten, welche eine vollständige Übereinstimmung zwischen der Entwicklung der Richtungskörper und einem Zellteilungsprozeß auch für die Nematoden nachgewiesen haben.

Als ein neuer Fortschritt ist die Entdeckung von Weismann und von Blochmann zu verzeichnen, daß bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern nur eine einzige Polzelle entsteht.

2. Vergleich der Ei- und Samenbildung (Oogenese und Spermiogenese).

Wenn in der eben besprochenen Weise auf morphologischem Gebiet das Dunkel, in das die Reifeerscheinungen des Eies eingehüllt waren, aufgehellt worden ist, so tritt jetzt die Frage an uns heran, was für eine physiologische Bedeutung die Reifeerscheinungen haben. Daß das Keimbläschen eine regressive Metamorphose in einzelnen Bestandteilen erfährt, ist leicht verständlich, da eine derbe Kernmembran und eine reichliche Ansammlung von Kernsaft einem Zusammenwirken von Protoplasma und aktiver Kernsubstanz bei den Teilungsvorgängen nicht förderlich sein können. Ihre Auflösung ist gleichsam die Vorbedingung für eine erneute Tätigkeit des Kerninhalts. Aber welche Rolle soll man den Polzellen zuerteilen? Warum wird bei der Parthenogenese nur eine einzige Polzelle gebildet, bei der befruchtungsbedürftigen

Eizelle aber ihrer zwei bis drei? Wenn ferner dem reifen Ei die befruchtende Samenzelle gleichwertig ist, welches Gebilde entspricht dann dem unreifen Ei? Werden bei der Samenreife auch Polzellen abgeschieden? Auf alle diese Fragen wird uns ein Vergleich der Ei- und Samenbildung und der nächstfolgende Abschnitt über den Befruchtungsprozeß die Antwort geben.

Um die einander entsprechenden Stadien in der Ei- und Samenbildung ausfindig machen und miteinander vergleichen zu können, sind die Geschlechtsorgane der Nematoden mehr als jedes andere bisher bekannt gewordene Objekt geeignet.

Die Geschlechtsorgane der Nematoden stellen lange Röhren dar, in deren blindem Ende sich die jüngsten Keimzellen finden und sich von dieser Stelle an bis zum Ausführungsgang allmählich zu reifen Geschlechtsprodukten umwandeln derart, daß alle einzelnen Entwicklungsstadien der Reihe nach aufeinander folgen. Zweckmäßigerweise unterscheidet man sowohl in der Hoden- wie in der Eierstocksröhre drei Hauptabschnitte, eine Keimzone, eine Wachstums- und eine Reifezone (O. Hertwig).

In der Keimzone sind entweder die außerordentlich kleinen Ursamenzellen, Spermatogonien (la Valette) oder die Ureier, Ovogonien (Boveri) eingeschlossen, die beim Hoden- und Eierstock sich zum Verwechseln gleichen. Sie vermehren sich sehr lebhaft auf dem Wege der Kernsegmentierung. Hierbei werden in den Geschlechtsorganen von Ascaris megalocephala bivalens stets vier Chromosomen gebildet, die durch Längsspaltung in zwei Gruppen von vier Tochtersegmenten zerfallen und so auf die Tochterzellen verteilt werden. Die Zahl der Chromosomen ist also genau die gleiche, wie bei der befruchteten, in Teilung begriffenen Eizelle.

Wenn dann die durch Teilung sich fortwährend vervielfältigenden Keimzellen aus der ersten Zone in den zweiten Abschnitt der Geschlechtsröhren eintreten, hören sie auf, sich weiter zu vermehren, wachsen dagegen durch Substanzaufnahme zu beträchtlicher Größe heran, erhalten einen sehr ansehnlichen, bläschenförmigen Kern und können jetzt als Ovocyten (Boveri) und Spermatocyten (la Valette) erster Ordnung bezeichnet werden.

Nach diesem Ruhestadium, das längere Zeit währt, gelangen die Ovocyten, welche durch reichliche Dotteransammlung ihre definitive Größe erreicht haben, und ebenso die Spermatocyten, die an Größe hinter den Eiern beträchtlich zurückgeblieben sind, in den dritten Abschnitt, in die Reife- oder Teilzone. In beiden Geschlechtern hat sich währenddem der große, bläschenförmige Kern zu einem neuen, in seiner Art eigentümlichen Teilungsprozeß vorbereitet.

Um die vollständige Übereinstimmung zu veranschaulichen, welche zwischen dem Reifeprozeß der Eier und einem entsprechenden Endstadium in der Spermiogenese besteht, habe ich in Fig. 39 ein Schema entworfen, in welchem die auf gleicher Entwicklung sich befindenden Ei- und Samenzellen übereinander dargestellt sind. Das Schema findet seine wissenschaftliche Grundlage in meiner 1890 erschienenen Untersuchung: „Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden", in welcher ich zum erstenmal Punkt für Punkt den Nachweis geführt habe, daß genau dieselben Zellgenerationen sowohl in der Oogenese wie in der Spermatogenese aufeinander folgen und daß namentlich ein der Bildung der Polzellen entsprechender Prozeß mit seinen eigentümlichen Kern-

veränderungen (Reduktionsteilung) auch bei der Entstehung der Spermatozoen unterschieden werden muß.

Da sich bei Ascaris megalocephala bivalens vier Chromosomen während der Vorbereitung zu einer gewöhnlichen Karyokinese in einer Embryonalzelle anlegen und dann sich in zwei Gruppen von vier Tochtersegmenten spalten, ist im Keimbläschen der Ovocyte und der Spermatocyte (Fig. 38 I und Fig. 39 O^1 u. S^1) schon vor der Auflösung seiner Membran das Chromatin gleich auf acht Chromosome verteilt. Von diesen aber sind vier zu einer Gruppe oder zu einem Bündel untereinander vereinigt. Man hat die sehr charakteristische Anordnung, welche in den verschiedensten Abteilungen des Tierreichs schon nachgewiesen worden ist, in passender Weise als „Vierergruppe" (Tetrade) bezeichnet.

Der Reifeprozeß besteht nun darin, daß die in einer Vierergruppe vereinigten Chromosomen auf vier Zellen verteilt werden, von denen jede ein Chromosom erhält (Fig. 39 O^6 u. S^6). Es geschieht dies durch zwei Zellteilungen, die sich unmittelbar aufeinander folgen, ohne daß der Kern in den bläschenförmigen Zustand der Ruhe übergeht, und ohne daß dabei eine erneute Spaltung der schon im Keimbläschen vorbereiteten Chromosomen eintritt.

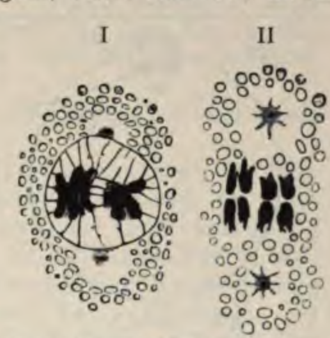


Fig. 38. **Zwei Kerne von Samenbildungszellen erster Ordnung von Ascaris megalocephala bivalens** in Vorbereitung zur Teilung.

Im einzelnen finden dabei geringfügige Verschiedenheiten in der Teilung der Ovocyten und Spermatocyten statt.

Bei der Spermatocyte kommt die Kernteilungsfigur nach der Auflösung des Kernbläschens in die Mitte des Zellkörpers zu liegen (Fig. 39 S^2). Zwischen den beiden Centrosomen ordnen sich die zwei Gruppen von vier Chromosomen so an, daß von jeder Gruppe zwei nach dem einen, zwei nach dem anderen Centrosom zugewandt sind (Fig. 38 II); so erhält durch die erste Teilung jede Präspermatide (oder Spermatocyte zweiter Ordnung) vier Chromosomen, die paarweise zu Dyaden (*d*) verbunden sind (Fig. 39 S^3). Ohne Pause teilt sich darauf wieder das Centrosom in zwei auseinanderweichende Hälften, zwischen denen sich die Chromosomenpaare zu einer zweiten Kernfigur anordnen in der Weise, daß von jedem Paare die Segmente nach entgegengesetzten Polen orientiert sind (Fig. 39 S^4 sp^2). Wenn jetzt die zwei Präspermatiden sich teilen, gehen aus ihnen vier Samenzellen oder Spermatiden hervor. Von ihnen erhält eine jede zwei einzelne Chromosome (Fig. 39 S^5 u. S^6), und zwar ein Viertel von jeder der beiden Vierergruppen, welche im Kernbläschen der Spermatocyten erster Ordnung vorbereitet sind (Fig. 38 I und Fig. 39 S^1 *t*).

Die vier Samenzellen (Spermatiden) wandeln sich allmählich zu den reifen Samenkörperchen (Spermatosomen) um, indem aus beiden Chromosomen ein kleiner kompakter kugliger Kern (Fig. 39 S^7 *sk*) wird. In ihm ist wahrscheinlich auch das Centrosom der letzten Teilungsfigur, die Grundlage für das bei der Befruchtung wieder auftauchende männliche Centrosom (s. die Darstellung des Befruchtungsprozesses, S. 103) mit eingeschlossen.

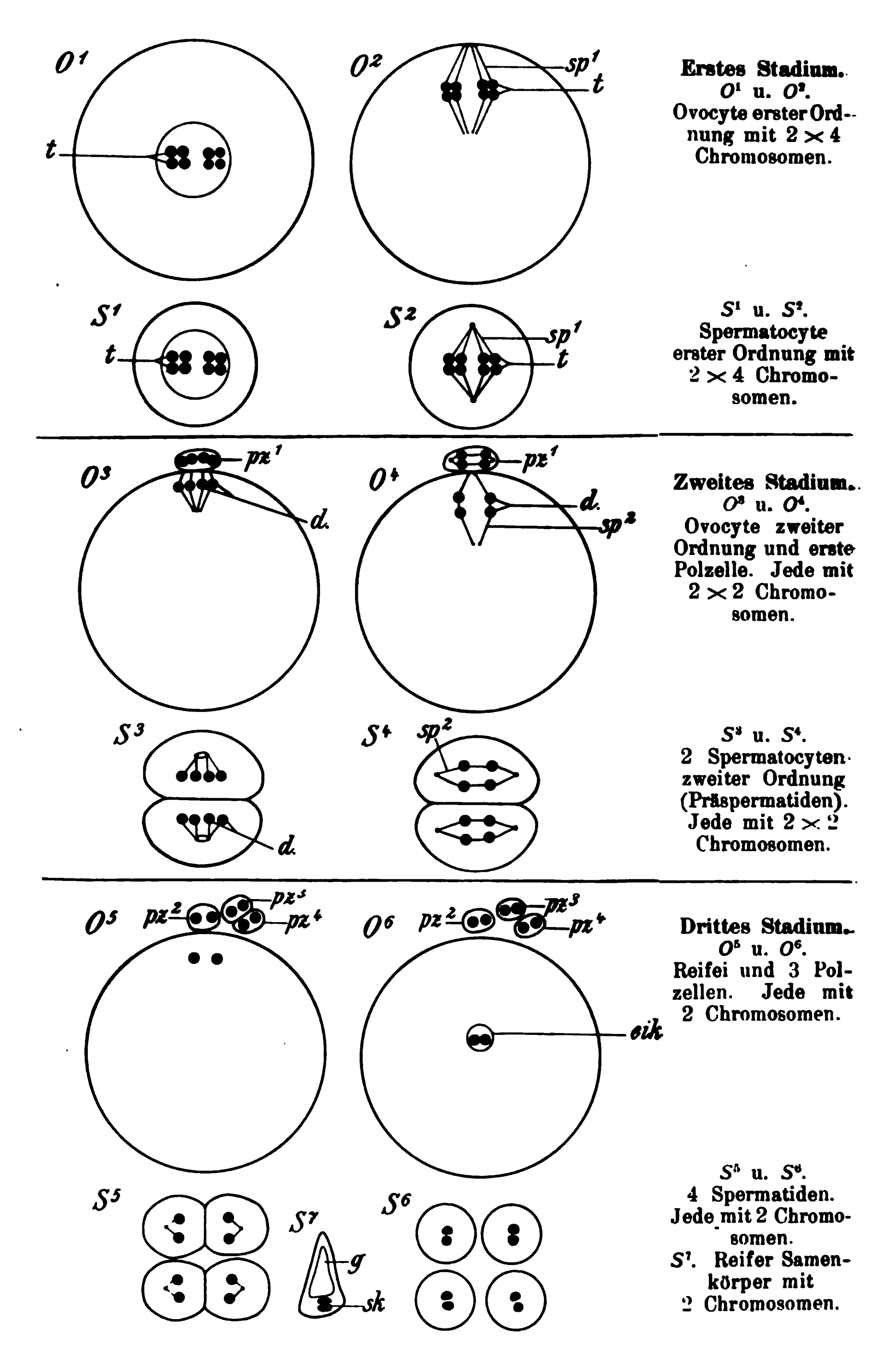


Fig. 39. Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden nach O. Hertwig.

Hiervon unterscheidet sich die Eireife nur in einem verhältnismäßig nebensächlichen Punkt. Bei der Ovocyte erster Ordnung (Fig. 39 O^1) rückt nach der Auflösung des Keimbläschens die Kernteilungsfigur an die Oberfläche des Dotters empor (Fig. 39 O^2 sp^1). Hier finden dann wie bei der Spermatocyte zwei aufeinanderfolgende Teilungen statt, die nur das Eigentümliche haben, daß die Teilprodukte von ungleicher Größe sind (vgl. auch die Beschreibung des Echinodermeneies, S. 83 und Fig. 29). Infolge der ersten Teilung entsteht ein Ovocyt zweiter Ordnung und die erste Polzelle (Fig. 39 O^5 *d* und pz^1), auf welche die acht Chromosome in derselben Weise wie bei den Spermatocyten zweiter Ordnung (Präspermatiden) verteilt werden (Fig. 39 S^3). Die sich ohne Pause daran anschließende zweite Teilung liefert die reife Eizelle, das Reifei, wie es WALDEYER nennt, und die zweite Polzelle (Fig. 39 O^5 u. O^6 *eik* u. pz^2), von denen eine jede jetzt nur zwei einzelne Chromosome erhält. Bei vielen Tieren (Hirudineen, Mollusken usw.) teilt sich gleichzeitig auch die erste Polzelle noch einmal. Wäre dies bei Ascaris megalocephala der Fall, so würden, wie aus der Spermatocyte, so auch aus der Ovocyte erster Ordnung vier Zellen entstanden sein, die auch im Schema Fig. 39 O^6 dargestellt sind: das Reifei mit dem Eikern (*eik*) und die drei Polzellen (pz^2, pz^3, pz^4). Von ihnen ist eine jede mit zwei einzelnen Chromosomen ausgestattet.

Aus der Vergleichung der Ei- und Samenbildung läßt sich daher mit Sicherheit folgende Theorie begründen:

Die Polzellen sind Abortiveier, die durch einen letzten Teilungsprozeß aus der Ovocyte erster Ordnung in derselben Weise wie die Samenzellen aus der Spermatocyte erster Ordnung entstehen. Während **alle** Teilprodukte der letzteren als befruchtungsfähige Samenkörper Verwendung finden, entwickeln sich von den vier Teilprodukten der Ovocyte erster Ordnung **eins** zum Ei, indem es sich der ganzen Dottermasse bemächtigt auf Kosten der übrigen, die sich in rudimentärer Gestalt als Polzellen erhalten.

Fig. 39. **Schema zum Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden** nach O. HERTWIG. O_1—O_6 sind sechs aufeinanderfolgende Stadien aus dem Reifeprozeß des Eies. Unter jedem derselben ist das entsprechende Stadium aus der Spermiogenese S_1—S_6 dargestellt. O_1 Ovocyte erster Ordnung mit Keimbläschen, in welchem das Chromatin auf acht zu zwei Vierergruppen (Tetraden) verbundenen Chromosomen verteilt ist; S_1 Spermatocyte erster Ordnung mit entsprechender Anordnung der acht Chromosomen O_2 Ovocyte mit der aus dem Keimbläschen entstandenen Kernspindel (Polspindel) mit 2×4 Chromosomen; S_2 Spermatocyte mit Kernspindel mit 2×4 Chromosomen; O_3 Ovocyte zweiter Ordnung mit der ersten Polzelle. Bei der Kernteilung hat jede Tochterzelle 2×2 Chromosomen erhalten, die paarweise (Dyaden) verbunden sind; S_3 Teilung der Spermatocyte in zwei Präspermatiden mit 2×2 Chromosomen; O_4 Ovocyte zweiter Ordnung in Vorbereitung zu einer zweiten Teilung. (Zweite Polspindel); S_4 Vorbereitung der Präspermatiden zu einer zweiten Teilung; O_5 Reifei mit zweiter Polzelle (pz^2). Erste Polzelle in zwei Tochterzellen geteilt (pz^3 u. pz^4). Jede der vier Zellen enthält nur zwei einzelne Chromosomen; S^5 die zwei Präspermatiden sind in vier Spermatiden geteilt, von denen jede ebenfalls nur zwei einzelne Chromosomen enthält; O_6 Reifei mit Eikern und drei Polzellen; S_6 die vier Spermatiden haben sich voneinander getrennt; S_7 aus der Spermatide entstandener Samenkörper mit Kern und Glanzkörper; *t* Tetrade. Vierergruppe der Chromosomen; sp^1 erste Teilspindel der Ovocyte und Spermatocyte; *d* Dyade. Zweiergruppe der Chromosomen; sp^2 zweite Teilspindel der Ovocyte und Spermatocyte zweiter Ordnung (Präspermatide); pz_1 erste Polzelle; pz_2 zweite Polzelle; pz_3 und pz_4 aus Polzelle ^{1} entstandene zwei Tochterzellen; *eik* Eikern; *sk* Samenkern; *g* Glanzkörper der Spermatosomen.

Um die wichtigen und interessanten Beziehungen, welche zwischen Ei- und Samenbildung im Tierreich bestehen, in übersichtlicher Weise zum Ausdruck zu bringen und dadurch dem Gedächtnis leichter einzuprägen, ist auch eine graphische Darstellung geeignet, welche Boveri in seinem mehrfach erwähnten Referat über Befruchtung angewandt hat, und welche ich hier mit geringfügigen Modifikationen wiedergebe.

Man sieht in Fig. 40 in Form von zwei Stammbäumen die Zellengenerationen dargestellt, welche einerseits bei der Samenbildung (A), andererseits bei der Eibildung (B) auseinander hervorgehen. In der Keimzone sind aus der mit der Zahl *I* bezeichneten Ursamenzelle A und dem Urei B durch rasch sich folgende Teilungen eine zweite (*II*) und eine dritte Generation (*III*) entstanden. Durch abermalige Vermehrung der letzteren haben je acht Zellen ihren Ursprung genommen, welche in bezug auf ihr Vermehrungsvermögen in ein Ruhestadium von längerer Dauer eingetreten sind und daher von jetzt ab mit einem

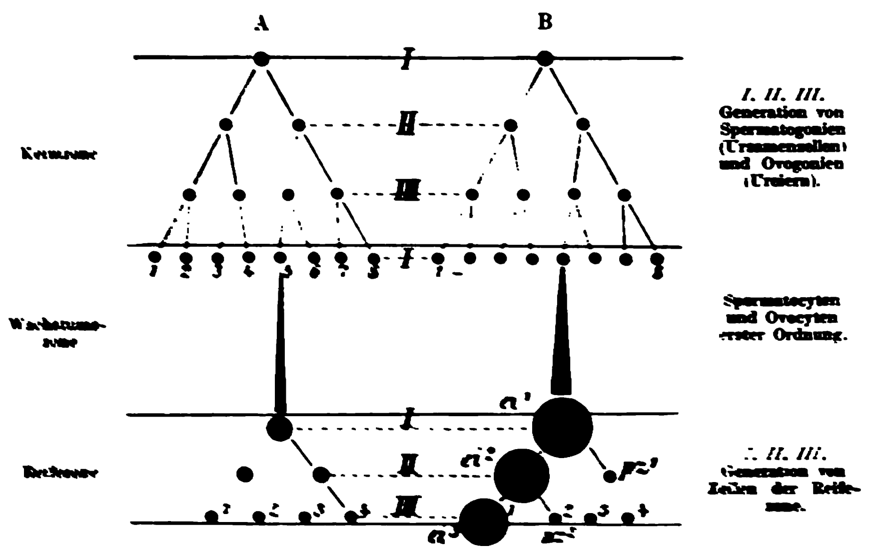


Fig. 40. Stammbaum der Zellgenerationen, welche bei der Samenbildung (A) und bei der Eibildung (B) aufeinanderfolgen, abgeändert nach Boveri. a^1 unreifes Ei, Ovocyte erster Ordnung, teilt sich in a^2 Ovocyte zweiter Ordnung und p^1 erste Polzelle. Erstere teilt sich wieder in reifes Ei und p^2 zweite Polzelle; die erste Polzelle kann ebenfalls noch eine weitere Generation (p^3 und p^4) hervorbringen.

besonderen Namen als Spermatocyt und Ovocyt erster Ordnung (Samen- und Eibildungszellen) bezeichnet werden. Im Ruhestadium (Wachstumszone) beginnen besonders die Ovocyten durch beträchtliche Aufnahme von Deutoplasma sich sehr ansehnlich zu vergrößern, was in dem Schema A und B nur für eine der acht Zellen je durch eine vertikale, von oben nach unten allmählich dicker werdende Linie graphisch dargestellt ist. Die so veränderten Spermatocyten und Ovocyten I treten hierauf in das Reifestadium ein, in welchem sie wieder ihr Teilungsvermögen betätigen und zwei neue Generationen von Zellen II und III hervorbringen. Die letzte Generation bei der Spermatogenese sind vier Samenzellen oder Spermatiden, welche sich weiterhin direkt in die Spermatozoen umwandeln; bei der Ovogenese sind es die drei Polzellen oder die Richtungskörper (p^2, p^3, p^4) und ein reifes Ei (a^3).

Daß die Polzellen, in denen wir jetzt rudimentäre Eier erkannt haben, in der Entwicklung nicht ganz unterdrückt worden sind, sondern mit so auffallender Konstanz in allen Klassen des Tierreichs, ja sogar in Abteilungen des Pflanzenreichs beobachtet werden, erklärt sich aus der hohen physiologischen Bedeutung, welche der letzte Teilprozeß der Geschlechtsprodukte gewonnen hat. Während bei einer gewöhnlichen Zellteilung von Ascaris megalocephala (Keimzelle, befruchtete Eizelle usw.) jede Teilhälfte, wie wir schon gesehen haben, vier Tochterchromosomen erhält, geht die reife Ei- und Samenzelle aus dem doppelten Teilungsprozeß, der die Reife herbeiführt, mit nur zwei Chromosomen hervor. Eikern und Samenkern besitzen daher nur die halbe Masse des Chromatins (Nucleïns) und die halbe Zahl der Chromosome eines Normalkerns. Der bei der Reife der Geschlechtsprodukte stattfindende, in seiner Art einzig dastehende Teilprozeß kann seinem Wesen nach mit einem von WEISMANN vorgeschlagenen Worte als „Reduktionsteilung“ bezeichnet werden.

Eine solche Reduktion ist, wie wir im folgenden Abschnitt gleich sehen werden, eine Vorbedingung für den Befruchtungsprozeß.

In den letzten Jahrzehnten ist durch sehr zahlreiche Untersuchungen über die Spermiogenese der sichere Nachweis geführt worden, daß entsprechende Stadien, wie sie vom Reduktionsprozeß bei Ascaris soeben beschrieben wurden, in allen Klassen des Tierreichs, in denen man nach ihnen genauer geforscht hat, in prinzipiell derselben Weise wiederkehren. Allerdings sind hier gewöhnlich die Untersuchungen mit viel größeren Schwierigkeiten verknüpft. Wegen der Wichtigkeit des Gegenstandes sei auf die Verhältnisse beim Menschen und den Säugetieren noch kurz eingegangen, wobei wir uns des bekannten, von BENDA-WALDEYER angefertigten Schemas (Fig. 41) bedienen wollen.

Da in der Länge eines Tubulus seminiferus sich die Spermiogenese in verschiedenen Stadien befindet und infolgedessen nicht identische Bilder liefert, ist der Querschnitt von Fig. 41 in sechs keilförmige Sektoren (*I*, *II*—*VI*) geteilt worden, um die Befunde aus sechs aufeinanderfolgende Gegenden zu veranschaulichen. In dem mehrschichtigen Epithel eines Tubulus seminiferus sind die eigentlichen, zur Samenbildung dienenden Elemente durch vereinzelte Stützepithelzellen, die SERTOLIschen Fußzellen (*F.Z*), voneinander in kleine Haufen getrennt. In ihnen liegen die Spermatogonien (*Spg. I* und *Spg. II*), welche sich durch Teilung häufig vermehren, an der Oberfläche des Röhrchens einzeln auf seiner Basalmembran; sie fallen durch ihre kleineren chromatinreichen Kerne auf.

Von den durch ihre Teilung entstehenden Zellen treten einige in ein Ruhestadium ein, und liefern die Spermatocyten erster Ordnung (*Sp.c.*). Indem sie von der Basalmembran abrücken, kommen sie in eine zweite und dritte Reihe des mehrschichtigen Epithels zu liegen; sie werden jetzt größer und unterscheiden sich sowohl hierdurch als auch durch ihre größeren Kerne von den Spermatogonien.

Durch zwei rasch sich folgende Teilungen entstehen dann aus den Spermatocyten erster Ordnung (*Sp.c.*) vier kleinere Zellen mit kleineren Kernen (*Spt.*), und zwar zuerst zwei Präspermatiden (Spermatocyten zweiter Ordnung) und durch abermalige Teilung derselben vier Spermatiden. Die Spermatiden liegen an der Oberfläche des Epithels in mehreren Lagen. Sie ordnen sich um die inneren Enden der SERTOLI-

schen Zellen in Gruppen an, die je ein Bündel von Samenfäden liefern (Sektor *III—VI*). Ihr Kern wandelt sich in den Kopf des Spermatozoons um, während sein kontraktiler Endfaden sich vom Protoplasma

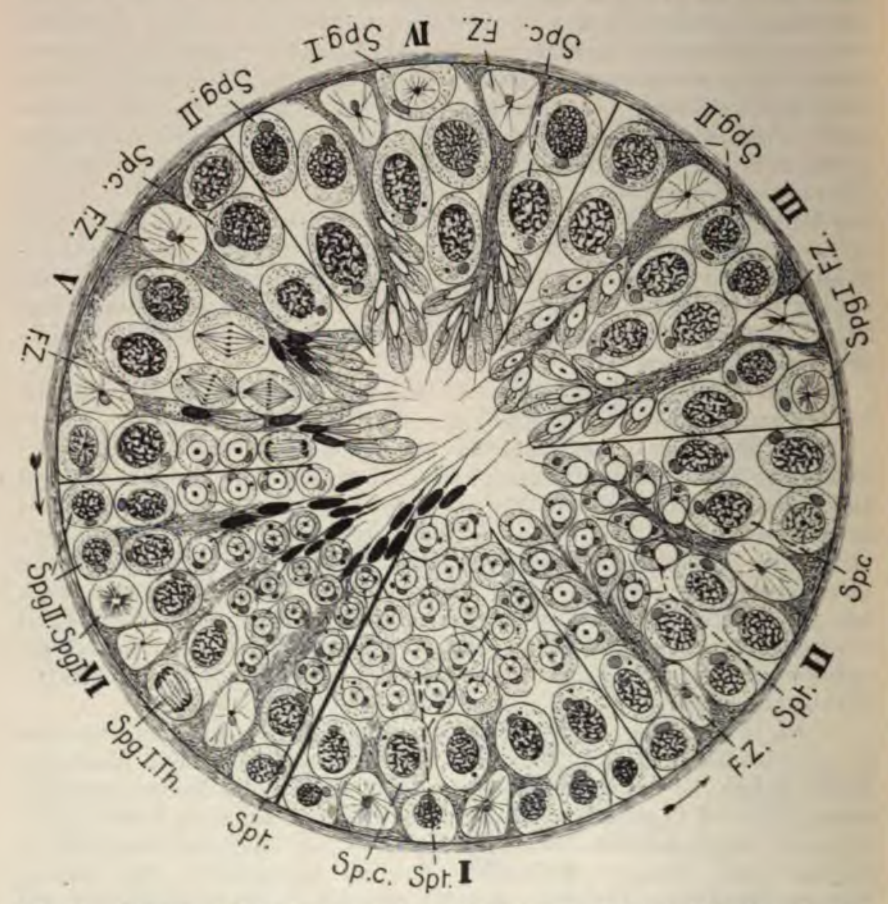


Fig. 41. **Schema der Spermiogenese der Säugetiere** nach BENDA-WALDEYER aus HERTWIG, Handbuch der vergl. und exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. *F.Z.* SERTOLIsche Fußzellen; *Spg.I*, *Spg.II* Spermatogonien; *Spg.I.Th.* Spermatogonie in Teilung; *Spc.* Spermatocyten erster Ordnung; *Spt.* Präspermatiden (Spermatocyten zweiter Ordnung). Nach dem Lumen des Samenröhrchens ist die Umwandlung der Spermatiden in Samenfäden in verschiedenen Stadien (Sektor *III—VI*) und die Vereinigung der Samenfäden zu Bündeln zu sehen.

herleitet (Sektor *V* und *VI*) und wie eine Geißel in den Hohlraum des Tubulus seminiferus (Sektor *VI*) hineinwächst.

Durch die mitgeteilten Ergebnisse kann unsere Kenntnis von den Reifeerscheinungen der Geschlechtsprodukte noch nicht als abgeschlossen betrachtet werden. Besonders gilt dies von einem Problem, welches augenblicklich auf der Tagesordnung der Forschung steht, von der Frage nämlich, wie in den Kernen der Ovocyte und der Spermatocyte die eigentümlichen „Vierergruppen" (Fig. 38 I und 56 I) entstanden

sind, welche man in den verschiedenen Tierabteilungen bei Beginn der Reifeperiode nachgewiesen hat.

Zurzeit sind auf die Frage zwei verschieden lautende Antworten gegeben worden, zu welchen das Studium zweier verschiedener Objekte geführt hat.

Nach BRAUER, welcher Ascaris megalocephala untersucht hat, nehmen aus dem Kerngerüst der Samenmutterzelle am Ende der Wachstumsperiode so viele Kernfäden ihren Ursprung, als später „Vierergruppen" vorhanden sind, bei Ascaris meg. bivalens also zwei, bei Ascaris univalens nur einer. Jeder Kernfaden liefert eine Vierergruppe dadurch, daß er sich zweimal in seiner Länge spaltet, und daß die Spaltprodukte, welche durch Linin teilweise untereinander verbunden bleiben, sich allmählich außerordentlich verkürzen und zu dicken, etwas gekrümmten Stäbchen werden.

Zu einer im Prinzip hiervon wesentlich verschiedenen Auffassung gelangte RÜCKERT auf Grund sorgfältiger Untersuchungen über die Reifeprozesse im Ei der Crustacee Cyclops (Fig. 42—45). Hier ordnet

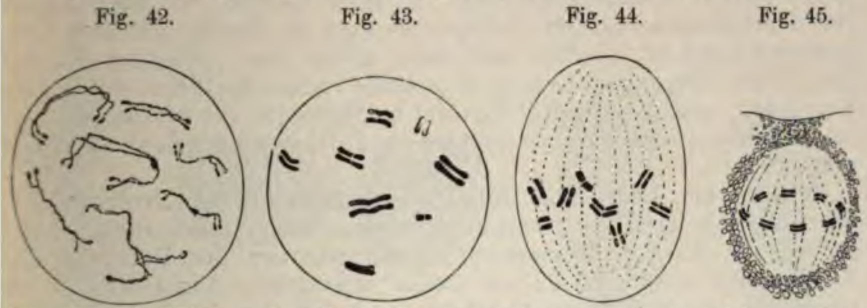


Fig. 42. **Keimbläschen eines Ovarialeies von Cyclops strenuus,** in welchem 8 Paar langer, feiner Chromatinfäden enthalten sind. Nach RÜCKERT.

Fig. 43. **Keimbläschen eines weiter entwickelten Ovarialeies von Cyclops strenuus,** in welchem sich die paarweise verbundenen Chromatinfäden erheblich verkürzt und dafür verdickt haben. Jeder Faden zeigt in seiner Mitte eine Querteilung, wodurch die Anlage einer Vierergruppe von Kernsegmenten entstanden ist. Nach RÜCKERT.

Fig. 44. **Das Keimbläschen des Eies von Cyclops strenuus** ist in Umbildung zur Spindel begriffen. Die Vierergruppen von Kernsegmenten, die sich weiter verkürzt haben, begeben sich nach dem Äquator der Spindelfasern. Nach RÜCKERT.

Fig. 45. **An der Oberfläche des Eies gelegene Polspindel von Cyclops strenuus mit acht Vierergruppen.** Nach RÜCKERT.

sich zuerst auch, wie bei Ascaris, während der Wachstumsperiode des Eies die chromatische Substanz in gesonderte Fäden an, deren Zahl der Anzahl der späteren acht Vierergruppen entspricht. Abweichend aber von den für Ascaris gemachten Angaben BRAUERS erfährt ein solcher Faden nur einmal eine Längsspaltung (Fig. 42). Man beobachtet daher im Keimbläschen von Cyclops zuerst acht lange, feine Doppelfäden, später verkürzen sich dieselben allmählich ebenfalls zu dicken, kleinen Stäbchen (Fig. 43) und erfahren hierbei noch in ihrer Mitte eine Querteilung (Fig. 44 und 45). „Die letztere", meint RÜCKERT, „würde den Ausfall an Segmenten wieder decken, der durch das Ausbleiben einer Querteilung beim Zerfall des kontinuierlichen Knäuels hervorgerufen war, und könnte daher als eine verspätete Segmentierung aufgefaßt werden. Sie würde die bis dahin vorhandenen „Doppelsegmente wieder in je zwei einfache Segmente, in

gewöhnliche Chromosomen zerlegen, wenn auch zunächst in unvollständiger Weise; denn die letzteren werden zunächst noch durch eine Lininverbindung zusammengehalten. Infolge der hinzugekommenen Längsspaltung erscheinen diese Doppelsegmente vierteilig."

Bei der ersten Teilung der Richtungsspindel werden die durch Längsspaltung entstandenen Tochtersegmente auf die Pole verteilt. Bei der zweiten Teilung dagegen werden die durch Querspaltung gebildeten Stücke der ursprünglichen Vierergruppe voneinander getrennt.

Doch soll diese Reihenfolge, wie von mehreren Forschern für einige Objekte berichtet wird, eine umgekehrte sein. —

Für die Frage nach der Entstehung der Vierergruppe ist noch von großer Wichtigkeit die sogenannte **Synapsis.** Mit diesem Namen hat zuerst MOORE ein interessantes Stadium in den vielfachen Metamorphosen, welche die chromatische Kernsubstanz im Laufe der Spermatogenese erfährt, bezeichnet. Darauf ist es auch bei der Oogenese in entsprechender Weise nachgewiesen worden. Während der Synapsis, die längere Zeit währt, findet man das Chromatin in einer Hälfte des Kerns dichter zusammengedrängt, in einer Gegend, wo nach außen von der Kernmembran im Protoplasma auch die Sphäre mit dem Centrosom gelegen ist. Später tritt dann wieder eine Lockerung ein, das Chromatin differenziert sich dabei in einen immer deutlicher werdenden Kernfaden, und dieser zerfällt darauf in Segmente, die der halben normalen Chromosomenzahl entsprechen und daher als bivalent aufgefaßt werden.

Über die Bedeutung des Synapsisstadiums hat MONTGOMERY, überzeugt von der Richtigkeit der Individualitätshypothese der Chromosomen, die Ansicht ausgesprochen, daß während der Synapsis eine Konjugation oder Kopulation zweier univalenter Chromosomen zu einem bivalenten Element stattfinde, und daß von den kopulierenden Chromosomen das eine mütterlicher, das andere väterlicher Herkunft sei. Bei der Reduktionsteilung werde die Copula wieder in ihre Bestandteile getrennt. Der von MONTGOMERY angenommenen Kopulation sucht BOVERI noch eine tiefere Bedeutung durch die Annahme beizumessen, daß während ihrer Dauer die konjugierten Chromosomen gewisse Substanzen, wie zwei konjugierte Paramäcien, austauschen und daher, wenn sie sich trennen, nicht mehr die gleichen wie zuvor sind.

Von dem Stadium der Synapsis leitet sich auch die Bildung der früher besprochenen Vierergruppen her. Denn wenn die zu Paaren verbundenen Mutterchromosomen sich, wie es in der Einleitung zur Karyokinese geschieht, der Länge nach spalten, erhalten wir 2×2 Tochterchromosomen. So lange diese durch Lininfäden untereinander verbunden bleiben, stellen sie zusammen eine Vierergruppe dar. —

Eine sehr große Bedeutung wird ferner von vielen Forschern eigentümlichen Verhältnissen beigelegt, die sich während der Spermatogenese verschiedener Insektenarten in mannigfachen Modifikationen beobachten lassen. In den Kernteilungsfiguren der Spermatogonien und Spermiocyten unterscheiden sich die Chromosomen durch ihre oft sehr ungleiche Größe und ein verschiedenes Verhalten bei der Karyokinese voneinander. Was aber noch auffallender ist und zu weiterem Nachdenken und zu Spekulationen die Anregung gegeben hat, ist der Umstand, daß bei den letzten Reifeteilungen die einzelnen Chromosomen in ungleicher Weise auf die Spermatozoen verteilt werden, und daß infolgedessen Samenfäden von zweifach verschiedener Art und

mit verschiedenem Chromatingehalt entstehen. Wie namentlich häufig beobachtet wird, tritt bei manchen Insektenarten ein durch Größe und Färbbarkeit unterscheidbares Chromosom auf, das als **akzessorisches** oder als **Heterochromosom** bezeichnet worden ist.

Zur weiteren Erläuterung mögen die Verhältnisse bei Gryllus domesticus dienen. Schon in der Spermatogonienteilung läßt sich leicht ein besonderes Heterochromosom von allen übrigen Chromosomen unterscheiden, sowohl durch seine abweichende Form und Größe als auch durch den Umstand, daß die aus seiner Längsspaltung hervorgehenden Tochtersegmente außer der Reihe mit den übrigen liegen und ihnen bei der Verteilung auf die Tochterzellen etwas verspätet nachfolgen (Fig. 46 A, *h*). In der Spermatocyte ist ebenfalls wieder ein durch erheblichere Größe ausgezeichnetes Heterochromosom nachweisbar. Dieses wird aber jetzt bei der Teilung in die beiden Präspermatiden nur auf eine derselben ungeteilt übertragen. Es entstehen daher aus der Spermatocytenteilung zwei Arten von Präspermatiden (Fig. 46 B), eine Art mit einem Heterochromosom (B *2 h*), eine zweite ohne ein solches (B *1*).

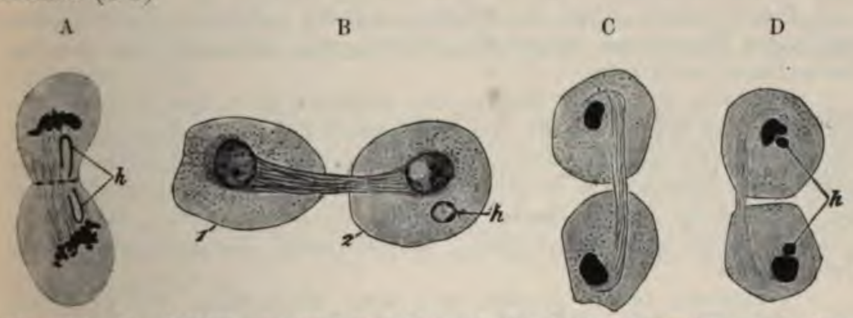


Fig. 46 A—D. **Stadien aus der Spermatogenese von Gryllus domesticus,** nach Gutherz. A Spermatogonie in Teilung mit Heterochromosomen (*h*). B Teilung der Spermatocyten in zwei Präspermatiden *1* und *2*, von denen nur *2* das Heterochromosom *h* erhalten hat, das sich in ein eigenes Kernbläschen umgewandelt hat. C Teilung der Präspermatide *1* ohne Heterochromosom in zwei Spermatiden ohne Heterochromosom. D Teilung der Präspermatide mit Heterochromosom in zwei Spermatiden mit Heterochromosom (*h*).

Bei der nächsten Teilung entstehen aus der ersten Art der Präspermatiden (B *2*) zwei Spermatiden (Fig. 46 D), von denen jede ein Heterochromosom (*h*) erhält, da jetzt während der Karyokinese eine Spaltung desselben stattgefunden hat.

Aus der zweiten Art von Präspermatiden (B *1*) dagegen gehen bei ihrer Teilung nur zwei Spermatiden ohne Heterochromosom hervor (Fig. 46 C).

Auf diese Weise werden die Spermatiden ungleich von einander; sie wandeln sich dann natürlich auch weiterhin in zwei Arten von Spermatozoen um. (Henking, Montgomery, Mc Clung, Wilson, Sutton, Morgan, Gutherz u. a.)

Diesen Tatsachen ist von mehreren Forschern wie Mc Clung, Wilson, Sutton, Stevens, Morgan und anderen eine hohe theoretische Bedeutung für das Zustandekommen der Bestimmung des männlichen und des weiblichen Geschlechts durch den Befruchtungsakt beigelegt worden. Je nachdem die Eier durch Samenfäden der einen oder der anderen Art befruchtet werden, sollen sie sich zum weiblichen oder

männlichen Geschlecht entwickeln. WILSON nimmt daher zwei an Zahl einander entsprechende Klassen von Spermatozoen an, „male producing and female producing forms“. Er bemerkt dazu: „Since the idiochromosomes or heterotropic chromosomes form the distinction differential between the nuclei of the two sexes, it is obvious that the chromosomes are definitely coordinated with the sexual characters.“

Wie männliche und weibliche Samenfäden, unterscheidet CASTLE auch männliche und weibliche Eier und verbindet hiermit die Hypothese, daß die weiblichen Eier nur von männlichen Samenfäden und umgekehrt befruchtet werden können.

Bei der großen Mannigfaltigkeit der Verhältnisse in den einzelnen Abteilungen der Insekten und bei dem Mangel vergleichbarer und entsprechender Beobachtungen in anderen Klassen des Tierreichs scheint mir die Frage, ob und in welcher Weise ein ursächlicher Zusammenhang dieser morphologischen Tatsachen mit der Geschlechtsbestimmung besteht, für eine allgemeine und zusammenfassende Darstellung noch nicht geeignet zu sein.

Geschichte. Über das Wesen und die Aufgaben der Polzellen sind viele Hypothesen aufgestellt worden, von denen ich nur die bedeutendsten hervorhebe:

BALFOUR, SEDGWICK MINOT, VAN BENEDEN u. a. sprachen die Ansicht aus, daß das unreife Ei, wie jede andere Zelle, ursprünglich hermaphrodit sei und sich durch die Entwicklung der Polzellen gleichsam der männlichen Bestandteile seines Kerns entledige, welche darauf durch die Befruchtung wieder ersetzt würden. BALFOUR meinte, daß, wenn keine Polzellen gebildet würden, normalerweise Parthenogenese eintreten müßte.

WEISMANN teilte, gestützt auf seine Entdeckung bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern (S. 87, 89), eine Zeitlang der ersten und der zweiten Polzelle eine verschiedene physiologische Funktion zu. Im Keimbläschen unterschied er zwei verschiedene Arten von Plasma, die er als ovogenes und als Keimplasma bezeichnete. Durch die Bildung der ersten Polzelle ließ er nun das ovogene Plasma aus der Eizelle entfernt werden, durch die zweite Polzelle die Hälfte des Keimplasma, welche darauf durch die Befruchtung wieder ersetzt werden solle. Jetzt erblickt WEISMANN in der Bildung der Polzellen nur eine Vorrichtung, um eine Reduktion des Keimplasma auf die Hälfte herbeizuführen. Die Ansicht, daß die Polzellen Abortiveier seien, wurde zuerst durch MARK geäußert. BÜTSCHLI und BOVERI haben unabhängig von ihm dieselbe Ansicht in verschiedener Weise näher zu begründen versucht. Ich stellte dann 1890 einen auf alle einzelnen Stadien sich erstreckenden Vergleich zwischen Ei- und Samenbildung bei Nematoden an, durch welchen die Lehre, daß die Polzellen rückgebildete Eier sind, sich auf das klarste beweisen läßt. Das jetzt noch auf der Tagesordnung stehende Problem ist die Entstehung der Vierergruppen im Keimbläschen (HAECKER, VOM RATH, BRAUER, BORN, RÜCKERT). Hier geht das Urteil der mit dieser Frage sich beschäftigenden Forscher mehr und mehr dahin, daß die Bildung der Vierergruppe bei Ascaris sich wahrscheinlich auch in der für Cyclops beschriebenen Weise, die vielfach bestätigt worden ist, abspielen wird.

Ein neuer Fortschritt wurde durch die Entdeckung des Stadiums der Synapsis herbeigeführt, welche MOORE in der Spermatogenese der

Selachier auffand. Zahlreiche Forscher konnten bald die allgemeine Verbreitung der Synapsis sowohl bei der Spermatogenese wie bei der Oogenese im Tierreich wie im Pflanzenreich nachweisen (MONTGOMERY, STRASBURGER). MONTGOMERY, dem sich auch BOVERI anschließt, hat eine weittragende Hypothese über die Bedeutung der Synapsis aufgestellt. In den letzten Jahren ist die Frage nach dem Vorkommen und der Bedeutung des akzessorischen Chromosoms (Heterochromosoms) zum Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gemacht worden.

3. Der Befruchtungsprozeß.

Die Vereinigung von Ei- und Samenzelle wird als Befruchtungsvorgang bezeichnet; er ist, je nach der Wahl der Versuchstiere, bald sehr schwer, bald ziemlich leicht zu beobachten. Auf große Schwierigkeiten stößt die Untersuchung gewöhnlich da, wo die reifen Eier nicht nach außen abgelegt werden, sondern einen Teil, wenn nicht ihre ganze Entwicklung innerhalb der Ausführwege des mütterlichen Organismus durchlaufen. In solchen Fällen muß selbstverständlicherweise auch die Befruchtung in den Ausführwegen des weiblichen Geschlechtsapparates vor sich gehen, in welche der Samen durch den Akt der Begattung eingeführt wird.

Eine innere Befruchtung findet bei fast allen Wirbeltieren mit Ausnahme der meisten Fische und vieler Amphibien statt. Es treffen in der Regel Eier und Samenfäden bei dem Menschen und den Säugetieren im Anfangsteil der Eileiter zusammen, desgleichen bei den Vögeln im ersten der vier oben unterschiedenen Abschnitte (S. 68) zu einer Zeit, wo sich der Dotter noch nicht mit der Eiweißhülle und der Kalkschale umgeben hat.

Der inneren steht die äußere Befruchtung gegenüber; sie ist die einfachere und ursprünglichere; sie kommt bei vielen im Wasser lebenden, wirbellosen Tieren, sowie gewöhnlich bei Fischen und Amphibien vor. Hier werden die beiderlei, meist in großer Menge erzeugten Geschlechtsprodukte, indem Weibchen und Männchen sich nahe beieinander aufhalten, direkt in das Wasser entleert, woselbst die Befruchtung außerhalb des mütterlichen Organismus stattfindet. Der ganze Verlauf ist daher der Beobachtung viel mehr zugänglich. Der Experimentator hat es hier in seiner Hand, die Befruchtung künstlich auszuführen und so genau den Zeitpunkt zu bestimmen, in welchem Ei und Samen zusammentreffen sollen. Er braucht nur von einem Weibchen reife Eier in einem Uhrschälchen mit Wasser zu sammeln, desgleichen in einem zweiten Uhrschälchen reifen Samen von einem Männchen und dann in geeigneter Weise beide zu mischen. In dieser Art wird die künstliche Befruchtung in der Fischzucht vielfach praktisch ausgeführt.

Zum Zweck wissenschaftlicher Untersuchung ist die Auswahl der besonderen Tierart von großer Bedeutung. Es liegt auf der Hand, daß Tiere mit großen undurchsichtigen Eiern sich nicht empfehlen, dagegen diejenigen Arten sehr geeignet sind, deren Eier so klein und durchsichtig sind, daß man sie unter dem Mikroskop mit den stärksten Vergrößerungen beobachten und jedes Fleckchen dabei durchmustern kann. Solche ganz vorzüglichen Untersuchungsobjekte bieten uns viele im Meerwasser lebende Echinodermenarten. An ihnen ist infolge-

dessen auch zuerst ein genauerer Einblick in die Befruchtungsvorgänge gewonnen worden.

a) Befruchtung des Echinodermeneies.

Bei den meisten Echinodermen werden die sehr kleinen, durchsichtigen Eier in völlig reifem Zustande in das Meerwasser abgelegt, nachdem sie bereits die Polzellen gebildet (S. 83) und einen kleinen Eikern erhalten haben. Sie sind nur von einer weichen, für die Samenfäden leicht durchgängigen Gallerthülle umgeben (Fig. 47).

Die Samenfäden sind außerordentlich klein und bestehen, wie es bei den meisten Tieren der Fall ist, 1. aus einem einer Spitzkugel ähnlich aussehenden Kopf, 2. aus einem kleinen, darauf folgenden Kügelchen, dem Mittelstück oder Hals, und 3. aus einem feinen, kontraktilen Faden. Der Kopf enthält Nucleïn oder Chromatin, der Hals das Centrosom, der Faden dagegen ist umgewandeltes Protoplasma, einer Geißel vergleichbar.

Werden im Meerwasser die beiderlei Geschlechtsprodukte miteinander vermischt, so setzen sich sofort viele Samenfäden an die Gallerthülle eines Eies an: von diesen befruchtet aber normalerweise nur ein einziger, und zwar derjenige, welcher sich zuerst durch die pendelnden Bewegungen seines Fadens der Eioberfläche genähert hat (Fig. 47 A—C). Wo er mit der Spitze seines Kopfes an diese anstößt,



Fig. 47 A, B, C. **Kleinere Abschnitte von Eiern von Asterias glacialis.** Nach Fol. Die Samenfäden sind bereits in die Schleimhülle, welche die Eier überzieht, eingedrungen. In A beginnt sich eine Vorragung gegen den am weitesten vorgedrungenen Samenfaden zu erheben. In B sind Vorragung und Samenfaden zusammengetroffen. In C ist der Samenfaden in das Ei eingedrungen. Es hat sich jetzt eine Dottermembran mit einer kraterförmigen Öffnung gebildet.

erhebt sich das hyaline Protoplasma, welches die Eirinde bildet, zu einem kleinen Höcker, dem **Empfängnishügel.** Hier bohrt sich der Kopf, getrieben von den pendelnden Bewegungen des Fadens, in das Ei hinein.

Gleichzeitig löst sich während des Einbohrens des Samenfadens eine feine Membran (Fig. 47 C) von der ganzen Oberfläche des Dotters, vom Empfängnishügel beginnend, ringsum ab und wird durch einen immer größer werdenden Zwischenraum getrennt. Der Zwischenraum entsteht wahrscheinlich dadurch, daß sich infolge der Befruchtung das Eiplasma zusammenzieht und Flüssigkeit (wohl den nach dem Schwund des Keimbläschens verteilten Kernsaft) nach außen preßt.

Für den Befruchtungsakt hat die Entstehung einer Dotterhaut insofern eine große Bedeutung, als sie ein Eindringen anderer männ-

licher Elemente unmöglich macht. Von den anderen in der Gallerthülle hin und her schwingenden Samenfäden gelangt jetzt kein einziger mehr in das befruchtete Ei hinein.

Der äußeren Kopulation der beiden Zellen schließen sich Vorgänge im Innern des Dotters an, welche als **innerer Befruchtungsakt** zusammengefaßt werden können.

Der Faden hört zu schlagen auf und entzieht sich bald der Wahrnehmung, der Kopf aber dringt langsam weiter in den Dotter hinein (Fig. 48 B—F) und schwillt dabei durch Aufnahme von Flüssigkeit

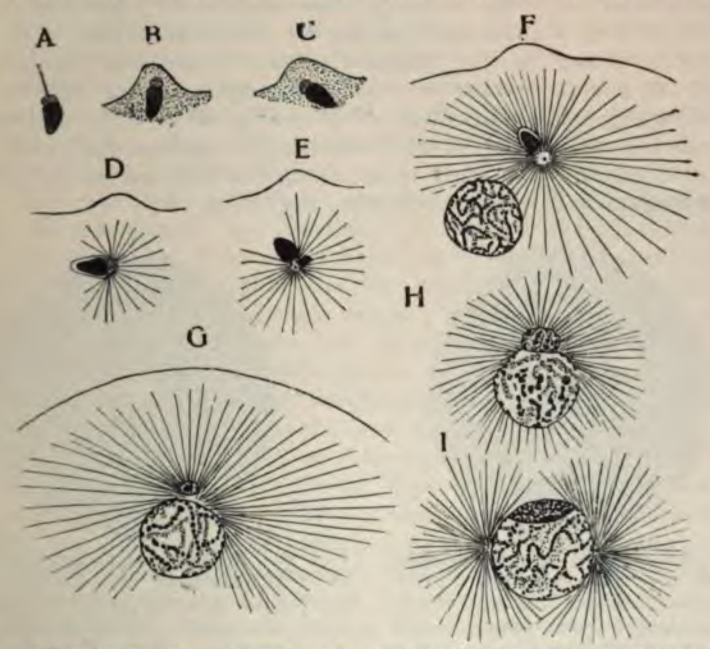


Fig. 48. **Eintritt des Spermatozoenkopfes in das Ei eines Seeigels (Toxopneustes),** sowie die Rotation und allmähliche Umwandlung desselben und die Vereinigung mit dem Eikern. Nach Wilson und Mathews. In B—F ist die Eintrittsstelle als Empfängnishügel noch markiert. B—E Rotieren des Spermatozoenkopfes. F Trennung vom Mittelstück. G—I Vereinigung des kleineren Spermakerns mit dem weit umfangreicheren Eikern.

(Fig. 48 G) zu einem kleinen Bläschen an, das man, da sein wesentlicher Bestandteil das Chromatin des Samenfadenkopfes ist, kurzweg als **Samenkern** bezeichnen kann, wie er sich denn auch in Karmin usw. sehr intensiv färben läßt. Unmittelbar vor ihm, an seiner nach der Eimitte zu gerichteten Seite (Fig. 48 E u. F) ist von Boveri, Fol u. a. noch ein viel kleineres Körperchen, welches sich außerordentlich schwer sichtbar machen läßt, nachgewiesen worden. Auf die Stelle, wo es im Ei liegt, wird die Aufmerksamkeit des Beobachters am meisten dadurch gelenkt, daß sich der Dotter in radiären Bahnen anzuordnen beginnt (Fig. 48 D—F u. 49 *sk*) und eine allmählich immer schärfer ausgeprägte und auf größere Entfernung hin ausgedehnte Strahlenfigur (einen Stern) bildet. Das Körperchen leitet sich von dem Mittelstück (Fig. 48 A) des Samenfadens ab und hat, wie von Boveri zuerst klargestellt worden ist, beim Befruchtungsprozeß die Aufgabe zu erfüllen, die beiden Centrosomen für die erste Teilspindel des Eies zu liefern. Es kann daher als

Centrosoma des Samenkerns oder Spermazentrum (FOL) bezeichnet werden. Daß es bald nach der Befruchtung von der Oberfläche des Eies weiter entfernt ist als der Samenkern, erklärt sich daraus, daß der Kopf des Samenfadens unmittelbar, nachdem er sich mit seiner Spitze in die Eirinde eingebohrt hat (Fig. 48 B—F), eine Drehung ausführt; infolgedessen kommt sein Mittelstück oder das Spermacentrosom mehr nach dem Mittelpunkt des Eies zu liegen.

Jetzt beginnt ein interessantes Phänomen das Auge des Beobachters zu fesseln (Fig. 49 u. 50). Ei- und Samenkern ziehen sich gleichsam gegenseitig an und wandern mit wachsender Geschwindigkeit durch den Dotter einander entgegen; der Samenkern (*sk*), dem seine Strahlung mit dem in ihm eingeschlossenen Centrosom stets voranschreitet, verändert rascher seinen Ort, langsamer der Eikern (*ek*). Bald treffen sich beide in der Mitte des Eies (Fig. 48 G, H, I), und werden hier zunächst von einem körnchenfreien Protoplasmahof und nach außen von diesem von einer gemeinsamen Strahlung eingeschlossen (Sonnenstadium und Aureola von FOL; Fig. 50 *sk*, *ek*).

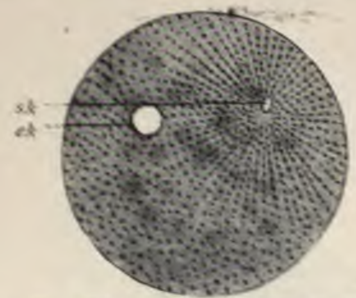


Fig. 49. **Befruchtetes Ei eines Seeigels.** Der Kopf des eingedrungenen Samenfadens hat sich in den von einer Protoplasmastrahlung eingeschlossenen Samenkern (*sk*) umgewandelt und ist dem Eikern (*ek*) entgegengerückt. Nach HERTWIG.



Fig. 50. **Befruchtetes Ei eines Seeigels.** Der Samenkern *sk* und der Eikern *ek* sind nahe zusammengerückt und sind beide von einer Protoplasmastrahlung umgeben. Nach HERTWIG.

Im Laufe von 20 Minuten verschmelzen darauf Ei- und Samenkern untereinander zum einfachen Keim- oder Furchungskern; erst legen sie sich dicht aneinander, platten sich an der Berührungsfläche gegenseitig ab (Fig. 48 I) und verlieren dann ihre Abgrenzung gegeneinander unter Bildung eines gemeinsamen Kernraumes. In diesem ist die vom Samenfaden abstammende Substanz noch längere Zeit als eine abgesonderte, körnige, in Farbstoffen sich lebhaft imbibierende Chromatinmasse zu erkennen. Gleich nach der Vereinigung der beiden Kerne beginnt sich das in ihrer unmittelbaren Nähe liegende Spermazentrum in die Länge zu strecken und sich in zwei kleinste Körperchen zu teilen, welche auseinander rücken und, eingehüllt in je eine Protoplasmastrahlung, zu den Centrosomen der sich jetzt ausbildenden Kernteilungsfigur werden.

Hiermit kann der Befruchtungsvorgang als abgeschlossen betrachtet werden, da alle weiteren Veränderungen mit dem Beginn des Furchungsprozesses unmittelbar zusammenhängen.

Berechtigtes Aufsehen erregte eine 1891 erschienene ausführliche Mitteilung von FOL, deren Inhalt nebst vier erklärenden Figuren auch

in zwei ältere Auflagen dieses Lehrbuches Aufnahme gefunden hatte. Nach Fol besitzt ebenso wie der Samenkern auch der Eikern sein eigenes Centrosoma (Spermazentrum und Ovozentrum). Nach der Vereinigung der beiden Kerne liegen Spermazentrum und Ovozentrum an entgegengesetzten Punkten des Keimkerns in einem homogenen Protoplasmahof, welcher ihn einhüllt. Sie strecken sich alsbald in tangentialer Richtung zu seiner Oberfläche, nehmen die Form einer Hantel an und teilen sich schließlich in zwei Hälften, die nach entgegengesetzten Richtungen auseinander weichen und dabei einen Vierteil des Umkreises des Keimkerns zurücklegen. Bei dieser kreisenden Bewegung (Quadrille von Fol) nähern sich die beiden auseinander weichenden Teilhälften des Spermazentrums den entsprechenden Teilhälften des Ovozentrums und treffen in einer Ebene des Kerns zusammen, welche unter rechtem Winkel die Ebene schneidet, durch welche ihre Ausgangsstellung bezeichnet wurde. Hier verschmelzen sie untereinander zu den Centrosomen der ersten Teilungsfigur.

Die von Fol entdeckte „Quadrille der Zentralkörperchen" hat durch Untersuchungen von Boveri, von Wilson und Mathews, welche sich gleichfalls mit dem Echinodermenei beschäftigt haben, keine Bestätigung gefunden. Daher bin ich wieder der Darstellung gefolgt, welche zuerst Boveri von dem Vorgang gegeben hat.

Boveri läßt besonders auf seine Untersuchungen von Ascaris megalocephala gestützt, das Centrosom der Eizelle zugrunde gehen und die Centrosomen der ersten Furchungsspindel durch den Samenkörper bei der Befruchtung in das Ei neu eingeführt werden. Das gleiche berichtet Mead für das Ei von Chaetopterus, Korschelt für Ophryotropha, v. Konstanecki für Physa, Sobotta für Maus und Amphioxus, Fick für Triton usw. Auf der anderen Seite aber hat Wheeler ein geradezu entgegengesetztes Verhalten beim Ei von Myzostoma gefunden. Hier konnte er am eingedrungenen Samenkern keine Spur eines Centrosomas nachweisen, während er am Eikern ein solches fand und durch Teilung die Centrosomen der ersten Furchungsspindel bilden sah, eine Angabe, die vielfach auf Zweifel gestoßen ist.

Nachdem zuerst an Echinodermeneiern die Kopulation von Ei- und Samenkern festgestellt war, sind bald auch entsprechende Befruchtungsvorgänge an zahlreichen anderen Objekten in mehr oder minder erschöpfender Weise beobachtet worden, bei Cölenteraten und bei Würmern (Nussbaum, van Beneden, Carnoy, Zacharias, Boveri, Platner), bei Mollusken, Arthropoden (Henking, Platner, Brauer, v. Kostanecki usw.) und bei Wirbeltieren. Was letztere betrifft, so hat man bei Petromyzon das Eindringen eines Samenfadens in das Ei durch eine besonders präformierte Mikropyle in der Dotterhaut genau verfolgen können (Calberla, Kupffer, Benecke und Böhm). Bei Amphibien gelang es gleichfalls, den Nachweis zu führen, daß nach der Befruchtung sich am animalen Pol ein Samenkern bildet, und daß derselbe, umhüllt von einem Pigmenthof, der von der Dotterrinde abstammt, auf einen zweiten, tiefer gelegenen Eikern zurückt und mit ihm verschmilzt (O. Hertwig, Bamberg, Born, Fick, Michaelis). Bei Säugetieren findet die Befruchtung im Anfang der Eileiter statt. Auch für sie ist der Nachweis erbracht worden, daß nach der Ablösung der Polzellen vorübergehend zwei Kerne in der Eizelle

zu sehen sind, und daß beide im Zentrum des Eies sich zum Furchungskern verbinden (VAN BENEDEN, TAFANI, SOBOTTA).

Es ist hier der Ort, auch in Kürze der sogenannten **Mikropylen** zu gedenken. Bei manchen Tieren (bei Arthropoden, bei Fischen usw.) sind die Eier, ehe sie befruchtet werden, von einer dicken und festen, für die Samenfäden undurchdringlichen Hülle (Chorion) eingeschlossen. Um nun die Befruchtung zu ermöglichen, finden sich hier an einer bestimmten Stelle der Eihülle, wie es für den Lachs in den Fig. 51 und 52 abgebildet ist, bald eine (Fig. 51), bald mehrere kleine Öffnungen (Mikropylen), an denen sich die Samenfäden ansammeln, um in das Innere des Eies hineinzuschlüpfen (Fig. 52).



Fig. 51. **Stück eines Eies von Salmo salar.** Mikropyle. Unter der Kapsel ein heller Zwischenraum, dann der Keim und die Rindenschicht. Nach HIS.

Fig. 52. **Mikropyle in der Dotterhaut des Eies von Salmo salar** bei stärkerer Vergrößerung, nebst einem dazu gezeichneten Spermatozoon derselben Fischspezies. Nach HIS.

Aus der Literatur des Befruchtungsprozesses, welche seit seiner Entdeckung bei den Echinodermen einen außerordentlichen Umfang gewonnen hat, sei im Hinblick auf das große Interesse, welches der physiologisch so wichtige Gegenstand hervorgerufen hat, noch auf zwei weitere Beispiele näher eingegangen, 1. auf die Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala und 2. auf die Befruchtung des Eies der Säugetiere.

b) Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala.

In der Literatur des Befruchtungsprozesses spielt das Ei der Nematoden seit vielen Jahren mit Recht eine große Rolle. Besonders aber ist das Ei vom Pferdespulwurm (Ascaris megalocephala), welches VAN BENEDEN und im Anschluß an ihn BOVERI u. a. zum Gegenstand ausgezeichneter Untersuchungen gemacht haben, ein ganz vorzügliches Objekt, insofern es nicht nur zu jeder Jahreszeit und allerorten zur Untersuchung erhalten werden kann, sondern auch das Eindringen des Samenkörpers und sein weiteres Schicksal auf das genaueste Schritt für Schritt zu verfolgen gestattet. Da außerdem auch der Befruchtungsprozeß bei Ascaris megalocephala manche Besonderheiten im einzelnen darbietet, wird sich ein genaueres Eingehen auf ihn rechtfertigen und empfehlen.

Beim Spulwurm, bei welchem die Geschlechter auf zwei Individuen getrennt sind, findet eine Begattung und eine Befruchtung des

Eies im Innern der weiblichen Geschlechtswege statt. In einem ihrer Abschnitte, welcher zu einer Art Gebärmutter ausgeweitet ist, sind reife Samenkörper in großer Anzahl anzutreffen. Sie weichen in hohem Grade von dem Aussehen ab, welches die Samenelemente gewöhnlich im Tierreich darbieten; denn sie sind anscheinend unbeweglich, lassen sich nach ihrer Form einem Kegel, einer Spitzkugel oder einem Fingerhut vergleichen (Fig. 53) und bestehen zum Teil aus einer körnigen (*b*), zum Teil aus einer homogenen, glänzenden Substanz (*g*) und aus einem kleinen, kugeligen Körper von Kernsubstanz (*k*), welcher an der Basis des Kegels in die körnige Masse eingebettet ist.

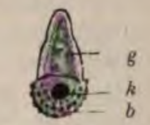


Fig. 53. **Samenkörper von Ascaris megalocephala** nach VAN BENEDEN. *k* Kern; *b* Basis des Kegels, mit welchem die Anheftung am Ei erfolgt; *g* Glanzkörper.

Wenn die kleinen, membranlosen Eier in den als Gebärmutter bezeichneten Abschnitt eintreten, geht sogleich die Befruchtung vor sich. Ein Samenkörper, der mit seinem basalen Ende geringe, amöboide Bewegungen ausführen kann (SCHNEIDER), setzt sich an die Oberfläche des Dotters an (Fig. 56 I). Wo die Berührung mit dem Ei zuerst stattfindet, bildet sich auch hier wieder, wie bei den Echinodermen, ein besonderer Empfängnishügel aus. An diesem schiebt sich der Samenkörper, ohne dabei seine Gestalt wesentlich zu verändern, allmählich tiefer in den Dotter hinein, bis er von ihm allseitig eingeschlossen ist (Fig. 56 II, 54 u. 55 *sk*).

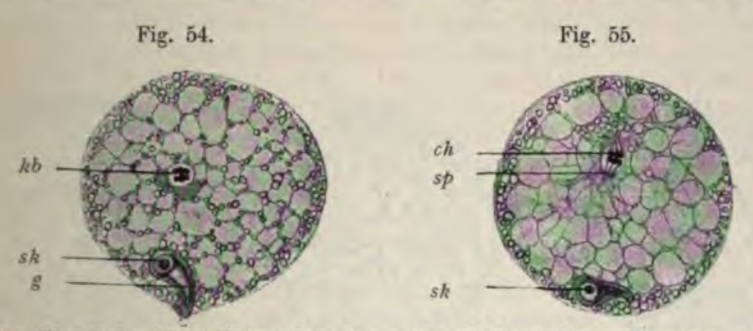


Fig. 54. **Eben befruchtetes Ei von Ascaris megalocephala** nach VAN BENEDEN. *sk* Eingedrungener Samenkörper mit dem Samenkern; *g* Glanzkörper des Samenkörpers; *kb* Keimbläschen.

Fig. 55. **Ein an Figur 54 sich anschließendes, etwas älteres Stadium eines befruchteten Eies von Ascaris megalocephala** nach VAN BENEDEN. *sk* Samenkörper, etwas tiefer in die Dotterrinde eingedrungen; *sp* Polspindel, die aus dem Keimbläschen entstanden ist; *ch* Chromosomen der Spindel.

Während so die beiden Geschlechtsprodukte äußerlich verschmelzen, ist das Ei selbst noch nicht reif, weil es noch das Keimbläschen besitzt (Fig. 56 I u. 54 *kb*); es beginnt aber jetzt sofort in die Eireife dadurch einzutreten, daß es sich anschickt, in der früher beschriebenen Weise (S. 93) die Polzellen zu bilden.

Mittlerweile hat sich der Samenkörper von seiner Eintrittsstelle in das Ei (Fig. 54 u. 55 *sk*) immer mehr entfernt und ist endlich in die Mitte des Dotters (Fig. 56 III u. IV), etwa in die Gegend gerückt, wo sich das Keimbläschen vor seiner Wanderung an die Oberfläche befunden hatte; auch hat er in dieser Zeit seine ursprüngliche Form und seine scharfe Abgrenzung gegen den Dotter verloren. Hier entsteht

nun aus seinem Chromatin, welches wir oben als kleines, stark färbbares Kügelchen kennen gelernt haben, ein bläschenförmiger Kern (Fig. 56 IV), der dieselbe Größe und Beschaffenheit wie der Eikern gewinnt.

Nach dem raschen und kontinuierlichen Ablauf dieser Prozesse tritt gewöhnlich das Ei vom Pferdespulwurm in ein kürzeres oder längeres Ruhestadium ein; es zeigt uns jetzt (vgl. Fig. 56 V, welche ein schon weiter entwickeltes Stadium darstellt) an seiner Oberfläche innerhalb der Dotterhaut zwei oder drei Polzellen (Fig. 39 O_5 u. O_6 und im Innern zwei große, bläschenförmige Kerne (Fig. 56 V), den Samenkern und den Eikern. Beide sind dicht aneinandergerückt, ohne indessen zu verschmelzen. Eine Verbindung der männlichen und weiblichen Kernsubstanzen zu einer gemeinsamen Kernfigur tritt beim Pferdespulwurm erst später ein, wenn der Furchungsprozeß des Eies eingeleitet wird.

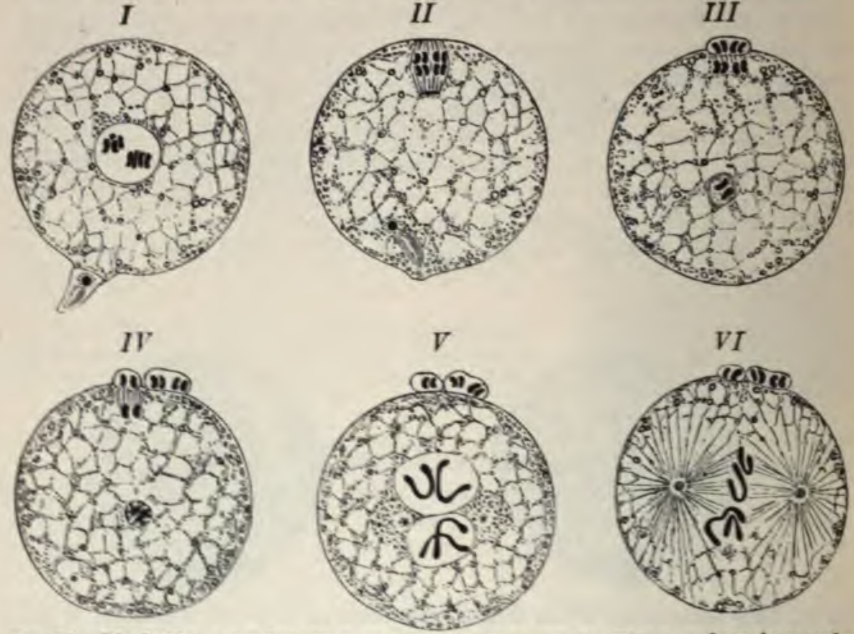


Fig. 56. **Die Bildung der Polzellen und die Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala bivalens.** I Ei mit Keimbläschen und einem seiner Oberfläche aufsitzenden Samenkörper. II Ei, bei welchem sich aus dem Keimbläschen die erste Polspindel gebildet hat und der Samenkörper in die Oberfläche des Dotters eingedrungen ist. III Ei, bei welchem sich die erste Polzelle gebildet hat. IV Ei, bei welchem sich die zweite Polzelle abgeschnürt hat und der Samenkörper bis in die Mitte des Dotters gewandert ist. V Ei mit zwei Polzellen, mit Eikern und Samenkern, in welchen sich das Chromatin in je zwei Kernsegmenten angeordnet hat. VI Ei, in welchem sich die Kernspindel mit vier Kernsegmenten ausgebildet hat, von welchen zwei vom Eikern, zwei vom Samenkern abstammen.

Infolgedessen und wegen des weiteren Umstandes, daß bei Ascaris megalocephala sich während der Kernteilung nur wenige, beträchtlich große und daher leicht zu zählende Kernsegmente anlegen, war VAN BENEDEN in der Lage, unseren Einblick in den Befruchtungsvorgang durch folgende fundamentale Entdeckung zu vervollständigen:

Bei der Vorbereitung zur ersten Teilspindel wandelt sich das Chromatin im Ei- und Samenkern, während sie noch voneinander getrennt sind, in einen feinen Faden um, der sich in mehreren Windungen

im Kernraum ausbreitet. Jeder Faden wird darauf in zwei gleichgroße, gewundene Schleifen, in die Chromosomen, abgeteilt (Fig. 56 V). Zu beiden Seiten des Kernpaares treten zwei Centrosomen auf, welche nach der Theorie von BOVERI allein vom Centrosom des Samenkerns abstammen.

Jetzt verlieren die beiden bläschenförmigen Kerne ihre Abgrenzung gegen den umgebenden Dotter. Zwischen beiden Centrosomen (Fig. 56 VI), die von einem anfangs schwachen, später deutlicher werdenden Strahlensystem umgeben werden, bilden sich Spindelfasern aus; gleichzeitig ordnen sich die durch die Auflösung der zwei Kernblasen frei gewordenen vier Chromosomen so an, daß sie der Mitte der Spindel von außen aufliegen.

Beim Ei vom Pferdespulwurm erfolgt also die Vereinigung der beiden Geschlechtskerne, welche die Befruchtung abschließt, erst bei der Umbildung zu errsten Teilspindel, zu welcher sie gleichviel beitragen. Der von VAN BENEDEN festgestellte, wichtige Fundamentalsatz heißt daher: Die Chromosomen der ersten Teilspindel stammen zur einen Hälfte vom Eikern, zur anderen Hälfte vom Samenkern ab; sie können als männliche und weibliche unterschieden werden. Da nun auch hier wie sonst bei der Kernteilung die vier Segmente sich der Länge nach spalten und dann nach den zwei Centrosomen auseinanderweichen, bilden sich zwei Gruppen von vier Tochterschleifen, von denen zwei männlicher und zwei weiblicher Herkunft sind. Jede Gruppe wandelt sich dann in den ruhenden Kern der Tochterzelle um. Damit ist der unumstößliche Beweis geführt, daß jedem Tochterkern in jeder Eihälfte, die durch den ersten Furchungsprozeß entsteht, genau die gleiche Menge Chromatin (Nucleïn) vom Eikern wie vom Samenkern zugeführt wird.

c) Befruchtung des Eies der Wirbeltiere.

Als Beispiele hierfür wähle ich den Befruchtungsvorgang des niedersten Wirbeltieres, des Amphioxus lanceolatus, und der Maus; das erste Objekt haben VAN DER STRICHT und SOBOTTA, das zweite SOBOTTA und TAFANI eingehend untersucht.

Wenn sich das Ei vom Amphioxus aus dem Ovarium ablöst, hat es, wie bei den meisten Wirbeltieren, nur die ersten Stadien des Reifeprozesses zurückgelegt. Es hat nach Schwund des Keimbläschens die erste Polspindel und auch bereits die erste Polzelle gebildet. Diese ist aber an der Oberfläche des Dotters nicht mehr nachzuweisen, weil sie bei der Entleerung des reifen Eies aus dem Ovarium mitabgestreift wird. Das der Befruchtung harrende, in Fig. 57 abgebildete Ei zeigt demnach in einem ziemlich körnchenfreien Hof von Protoplasma in der Eirinde die zweite Polspindel. Die zweite Polzelle selbst auszuscheiden ist es nicht eher imstande, als bis die Befruchtung erfolgt ist, was nach den bisher vorliegenden, ziemlich zahlreichen Beobachtungen ohne Ausnahme für alle Wirbeltiere, aber auch für viele Wirbellose zu gelten scheint. Bei der Befruchtung dringt der Samenfaden in das Ei des Amphioxus an dem der Spindel entgegengesetzten Pol ein (Fig. 58), bei den großen und dotterreichen Eiern der Fische und Amphibien dagegen stets am animalen Pol in größerer oder geringerer Entfernung von

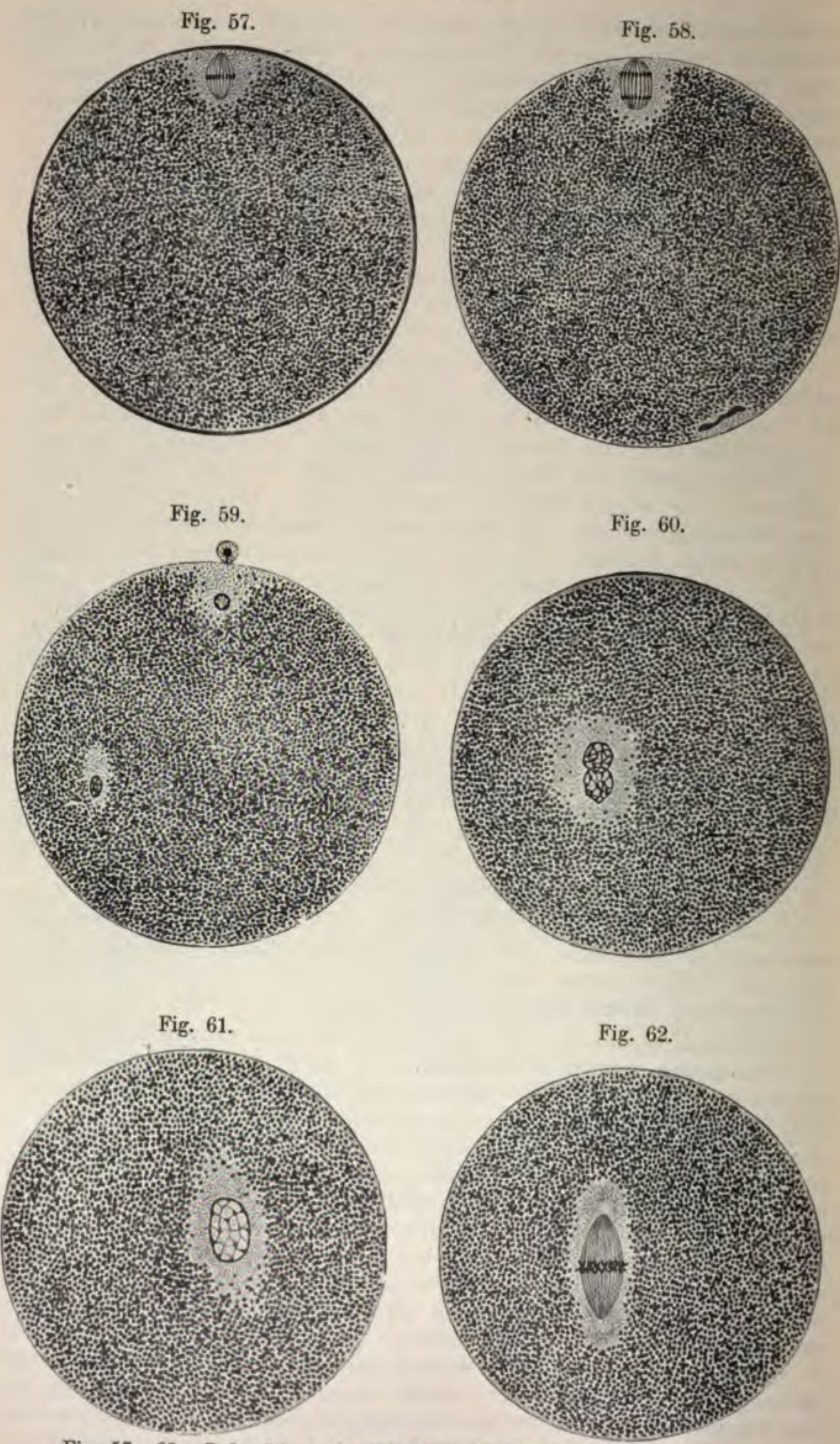


Fig. 57—62. **Befruchtung des Eies vom Amphioxus.** Nach Sobotta.

der ersten Polzelle, beim Ei der Säugetiere, z. B. bei dem Ei der Maus, an einer beliebigen Stelle.

„Bald nach dem Eindringen des Spermatozoon in das Ei gehen seine einzelnen Bestandteile Veränderungen ein. Der Schwanzfaden, soweit er mit eingedrungen war, entzieht sich bald spurlos den Blicken des Beobachters und wird wahrscheinlich im Eiplasma aufgelöst. Aus dem Kopf bildet sich ein chromatisches Körperchen, das allmählich Kerngestalt annimmt und dann den Samenkern darstellt; aus dem Verbindungsstück aber entsteht ein meist von einer dichten Strahlung umgebenes Centrosom. Während letzteres anfangs am hinteren Ende des Spermatozoon liegt, erfolgt alsbald eine Drehung des Spermakopfes, so daß das Centrosom nun dem Eiinnern zugekehrt ist, ein Vorgang, der bei mehreren Vertebraten bereits in Übereinstimmung mit vielen Vertebraten konstatiert worden ist.“ Mit diesen Worten faßt SOBOTTA für den Amphioxus die bei vielen Wirbeltieren in gleicher Weise festgestellten Tatsachen zusammen.

Währenddem ist die zweite Richtungsspindel, offenbar angeregt durch den mit der Befruchtung gegebenen Anstoß, gleichfalls wieder in Tätigkeit getreten. Ihre Kernsegmente sind in zwei Gruppen auseinandergewichen (Fig. 58). Es schnürt sich von der Eirinde die zweite Polzelle ab, welche die eine Gruppe der Chromosomen aufnimmt, während die zweite den Eikern liefert (Fig. 59), welcher im Gegensatz zum Samenkern des Centrosoms entbehrt. Beim Amphioxus sind beide Kerne anfangs ziemlich klein und gleich groß (Fig. 59), während bei anderen Wirbeltieren der Eikern einen größeren Umfang hat, der aber später ausgeglichen wird. Beide Kerne wandern hierauf einander entgegen, wobei der Weg des Samenkerns an den pigmentierten Eiern der Amphibien durch eine Pigmentstraße gekennzeichnet ist und für längere Zeit deutlich bleibt. Sie treffen sich schließlich entweder wie beim Amphioxus (Fig. 60) und bei den Säugetieren nahe dem Zentrum des Eies oder wie bei den Eiern der Amphibien exzentrisch oberhalb des Eiäquators oder wie bei den meroblastischen Eiern in der Mitte der Keimscheibe.

Beim Amphioxus verschmelzen Ei- und Samenkern untereinander zum ersten Furchungskern (Fig. 61), welcher sich nach einem kurzen Ruhestadium in die Spindelfigur (Fig. 62) mit deutlichen Polstrahlungen an ihren beiden Enden umwandelt.

Der Ablauf des Befruchtungsprozesses im Ei der Maus ist an zahlreichen Schnittserien in mühsamer Weise festgestellt worden. Fig. 63 zeigt das im ersten Drittel des Eileiters erfolgende Eindringen des Samenfadens in die Dotterrinde. Es geschieht zu einer Zeit, in welcher nur die erste Polzelle abgeschnürt ist (Fig. 36).

Während hierauf auch die zweite gebildet wird (Fig. 37), schwillt der Kopf des Spermatozoons, von welchem sich der Schwanzanhang abgelöst hat, etwas an (Fig. 64) und verwandelt sich allmählich in den bläschenförmigen Samenkern (Fig. 65 links). Ebenso entsteht aus dem Rest der im Dotter zurückgebliebenen zweiten Polspindel ein zu Anfang kleiner Eikern. Beide Kerne nehmen hierauf unter gegenseitiger Annäherung an Größe zu, wobei sich die chromatische Substanz vorübergehend in einem größeren kugeligen Körper ansammelt (Fig. 66 und 67). Beide bereiten sich, wie bei Ascaris, selbständig unter Bildung eines vielfach geschlängelten Chromatinfadens (Fig. 68) zur Karyokinese vor. Ihre Vereinigung kommt somit auch hier für gewöhnlich erst auf dem Spindelstadium zustande (Fig. 69).

Die an Vertretern von drei verschiedenen Tierstämmen beschriebenen Befruchtungsvorgänge können für das Tierreich als typische bezeichnet werden. Sie scheinen aber auch in ganz derselben Weise im Pflanzenreiche allgemein wiederzukehren, wie durch die Untersuchungen von STRASBURGER, GUIGNARD, NAWASCHIN u. a. dargetan worden ist. Wenn der Pollenschlauch im Fruchtgriffel bis zu der Eizelle vorgedrungen ist, so wandert der Samenkern bis in seine Spitze hinein, schiebt sich dann durch die Zellulosehaut, die mittlerweile ganz erweicht worden ist, hindurch und tritt in das Protoplasma des pflanzlichen Eies über. So trifft er den etwas umfangreicheren Eikern und vereinigt sich mit ihm.

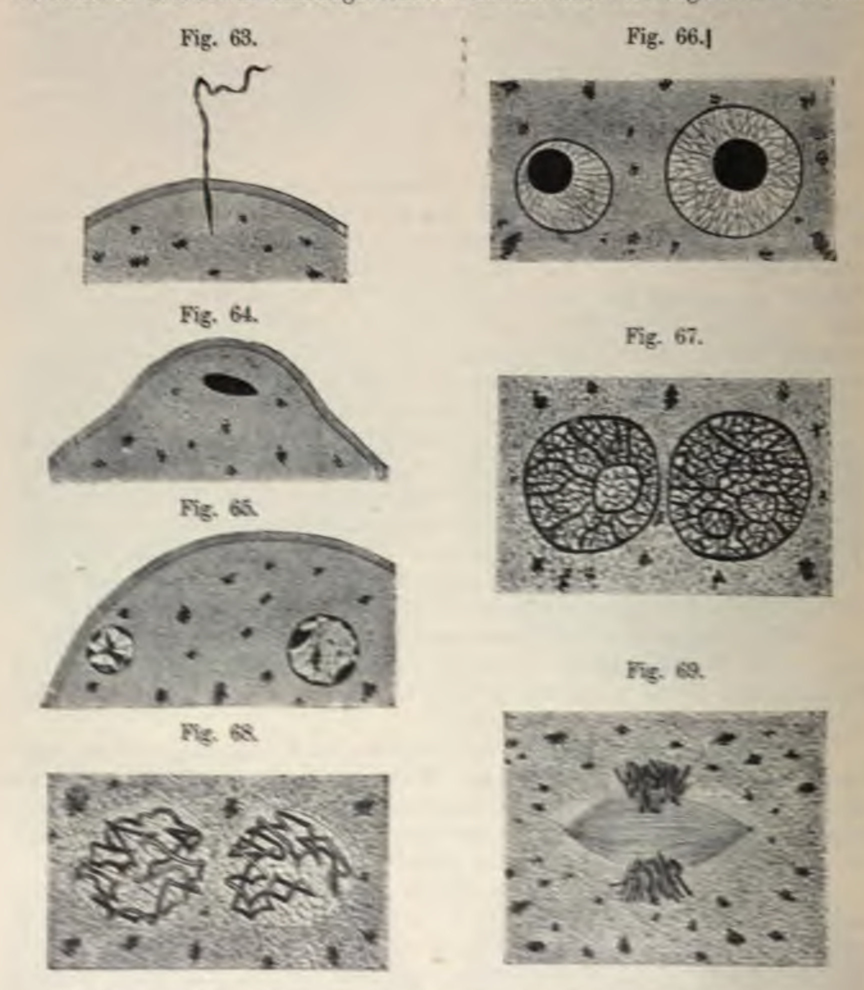


Fig. 63—69. **Sieben Befruchtungsstadien des Eies der Maus.** Nach SOBOTTA. Vergr. 1200:1.

Auf Grund der mitgeteilten Untersuchungen sind wir jetzt mehr als früher in der Lage, eine auf eine stattliche Reihe von Tatsachen gestützte Theorie der Befruchtung aufstellen zu können:

Bei der Befruchtung finden deutlich nachweisbare, morphologische Vorgänge statt. Bei diesen ist das Wichtige

und Wesentliche die Vereinigung zweier, von verschiedenen Geschlechtszellen abstammender Zellenkerne, eines Ei- und eines Samenkerns. Es verschmelzen hierbei äquivalente Mengen männlicher und weiblicher, färbbarer Kernsubstanz. Die Centrosomen der ersten Teilungsfigur stammen dagegen nach den Angaben von BOVERI allein vom Centrosom des Samenkerns, in letzter Instanz also vom Mittelstück des Samenfadens ab.

Aus dem Verlauf des Befruchtungsprozesses fällt jetzt auch auf die Bedeutung der Reifeerscheinungen der Geschlechtsprodukte, besonders auf die hierbei stattfindende Reduktionsteilung (vgl. S. 95), volles Licht. Durch die Bildung zweier Polzellen beim unreifen Ei und durch die zweimalige, ohne dazwischentretende Ruhepause erfolgende Teilung der Samenbildungszellen wird in einfachster Weise verhindert, daß durch die im Befruchtungsakt eintretende Verschmelzung zweier Kerne eine Summierung der Chromatinmasse und der Chromosomen auf das Doppelte des für die betreffende Tierart geltenden Normalmaßes herbeigeführt wird. Denn durch den Reifeprozeß wird sowohl die männliche wie die weibliche färbbare Kernsubstanz in bezug auf ihre Masse und auf die Zahl der Chromosomen, aus denen eine jede entstanden ist, auf die Hälfte eines Normalkerns reduziert. Erst durch die Befruchtung, welche auf der Verschmelzung zweier Kerne beruht, wird dann die volle Substanzmasse und die volle Anzahl der Chromosomen eines Normalkerns wiederhergestellt.

Die Reifung der Geschlechtsprodukte hat also in jeder Beziehung den Charakter eines Vorbereitungsprozesses für den Befruchtungsakt.

Nicht minder ergibt sich jetzt eine einfache Erklärung für die von WEISMANN und BLOCHMANN beobachtete Erscheinung, daß gewöhnlich bei parthenogenetischen Eiern nur **eine** Polzelle gebildet wird. Die Bildung der zweiten Polzelle, durch welche sonst die Reduktion bewirkt wird, unterbleibt, weil bei der Parthenogenese eine Reduktion, die ja eine nachfolgende Befruchtung gewissermaßen voraussetzt, keinen Zweck mehr hat.

Einige Jahre nach meiner Entdeckung des Befruchtungsprozesses an den Seeigeleiern (1876) habe ich den Versuch gemacht, die morphologischen Vorgänge, welche sich bei der Befruchtung und der ihr vorausgehenden und sie gleichsam vorbereitenden Ei- und Samenreife abspielen, zur Grundlage für eine Vererbungstheorie zu benutzen (1884). Ein zu ähnlichem Ergebnis führender Versuch ist gleichzeitig und unabhängig von mir auch von STRASBURGER auf botanischem Gebiete gemacht worden. Es läßt sich nämlich mit wichtigen Gründen die Ansicht stützen, daß die Substanzen, deren auffällige Veränderungen uns in diesem Kapitel beschäftigt haben, zugleich auch die Träger der Eigenschaften sind, welche von der elterlichen auf die kindliche Generation

vererbt werden. Wie die im Eikern enthaltenen Substanzen die Eigenschaften der Mutter, so übertragen die Kernsubstanzen im Kopfteil des Samenfadens die Eigenschaften des Vaters auf das neuentstehende Geschöpf.

Schon in seinem zu Anfang 1884 erschienenen Werk „Die mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre" hatte NÄGELI die Hypothese ausgesprochen, daß die beiderlei Geschlechtszellen aus Substanzen bestehen, die für die Vererbung elterlicher Eigenschaften von sehr ungleichem Wert seien, aus einer Substanz, welche Träger der erblichen Eigenschaften und in Ei- und Samenzellen in äquivalenten Mengen vorhanden sei, und aus einer zweiten Substanz, welche für die Vererbung von Eigenschaften entweder nur eine geringe oder gar keine Bedeutung habe. Während diese zweite Substanz im Samenfaden fast ganz fehle, sei sie im Ei in ungeheurer Menge angehäuft und bedinge den zwischen beiden Keimzellen bestehenden ungeheueren Größenunterschied. Die erste Substanz hat NÄGELI als Idioplasma, die zweite als Ernährungsplasma bezeichnet, ohne indessen näher anzugeben, in welchen Bestandteilen von Ei- und Samenzelle wir sie zu suchen haben.

Die aus theoretischen Erwägungen entsprungene Hypothese, welche in der Darstellung von NÄGELI gleichsam noch in der Luft schwebt, hat eine auf Tatsachen beruhende, feste Basis durch das Studium des Befruchtungsprozesses im Tier- und Pflanzenreiche und aller hiermit zusammenhängenden Vorgänge gewonnen.

Es gibt in der Tat in der reifen Ei- und Samenzelle eine minimale Menge von Substanz, die den von der Hypothese geforderten Bedingungen entspricht und zugleich die wichtigste und auffälligste Rolle beim Befruchtungsprozeß spielt. Sie ist in dem Ei- und Samenkern, die etwa von gleichem Volum und Gewicht sind, besonders aber in ihrem Chromatin enthalten. Namentlich die früher (S. 106) mitgeteilten Beobachtungen an Ascaris megalocephala (VAN BENEDEN) haben klar gelehrt, daß sowohl der Samenkern (Fig. 70 A *sk*) als der Eikern (*eik*) aus zwei Chromosomen (*m.ch* und *w.ch*) besteht, und daß daher jeder von ihnen mit genau äquivalenten Stoffmengen, der eine mit zwei männlichen (*m.ch*), der andere mit zwei weiblichen Chromosomen (*w.ch*) am Aufbau der ersten Teilspindel des befruchteten Eies (Fig. 70 B) teilnimmt.

Daß die Zellkerne das Idioplasma oder — wie wir mit einem deutschen Namen auch sagen können — die Anlagesubstanz oder die Erbmasse bergen, dafür sprechen außerdem noch zwei andere sehr wichtige Beobachtungen. Wie schon früher mitgeteilt, spalten sich die zwei männlichen und die zwei weiblichen Chromosomen des Keimkerns (Fig. 70 B und C *m.ch* und *w.ch*) der Länge nach in zwei Tochtersegmente, die nach den beiden Polen der Spindel auseinanderweichen und, wenn das Ei sich in zwei Tochterzellen teilt (Fig. 70 D), die Grundlage für ihre Kerne bilden. Den beiden ersten Teilprodukten des Eies wird daher genau die gleiche Menge Chromatin vom Eikern wie vom Samenkern durch den komplizierten Prozeß der Karyokinese zugeführt. Es läßt sich annehmen, daß durch die weiteren Kernteilungen die väterliche und die mütterliche Erbmasse, welche sich durch Wachstum vermehrt, auch später auf die nacheinander entstehenden Zellgenerationen in äquivalenten Mengen verteilt werden.

Die zweite Beobachtung betrifft die so eigentümlichen Reifungsvorgänge der Ei- und Samenzelle, durch die, wie wir uns früher ausdrückten, eine Reduktion der Chromatinmasse auf die Hälfte eines Normalkerns herbeigeführt wird (Fig. 39). Wir sahen hierin für den Befruchtungsprozeß eine Vorbereitung, durch welche verhindert werden soll, daß nicht bei jeder neuen Zeugung eine fortgesetzte Summierung zweier Erbmassen stattfindet. „Wenn bei jeder Fortpflanzung durch Befruchtung", bemerkt NÄGELI, „das Volumen des irgendwie beschaffenen Idioplasma sich verdoppelte, so würden nach nicht sehr zahlreichen Generationen die Idioplasmakörper so sehr anwachsen, daß sie selbst einzeln nicht mehr in einem Spermatozoon Platz fänden."

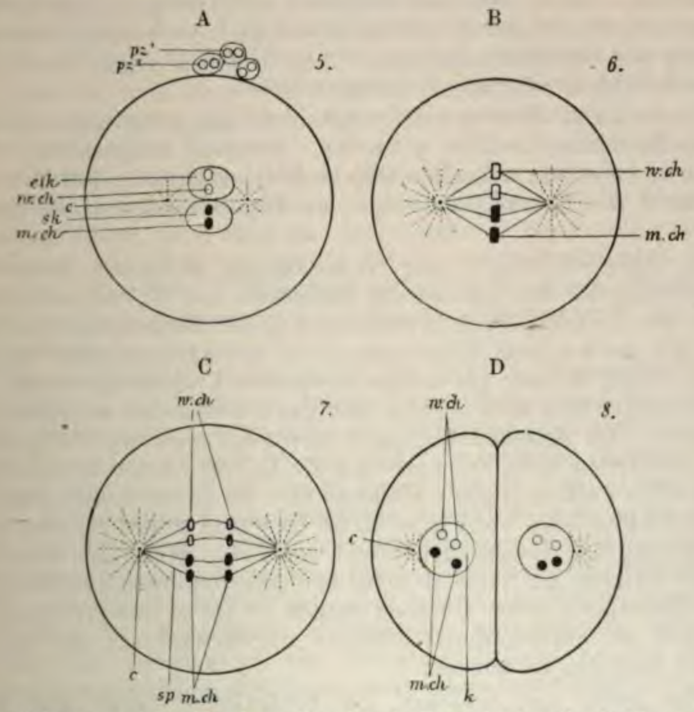


Fig. 70. **Schema zur Kernidioplasmatheorie.** A Befruchtetes Ei mit Ei- und Samenkern (*eik* u. *sk*). Jeder von ihnen enthält zwei Chromosomen, die zur Unterscheidung ihrer mütterlichen (*w.ch*) oder ihrer väterlichen (*m.ch*) Abstammung als helle oder schwarze Kreise dargestellt sind. pz^1, pz^2 Polzellen; *c* Centrosom. B Befruchtetes Ei mit erster Teilspindel, deren vier Chromosomen zur Hälfte (*w.ch*) vom Eikern, zur anderen Hälfte (*m.ch*) vom Samenkern abstammen. C Die weiblichen (*w.ch*) und die männlichen Chromosomen (*m.ch*) vom Schema B haben sich der Länge nach gespalten und sind in zwei Gruppen von Tochterchromosomen auseinander gewichen. *sp* Spindel; *c* Centrosom. D Die beiden Teilhälften des Eies besitzen Tochterkerne, deren vier Chromosome zur Hälfte vom Eikern *w.ch*, zur anderen Hälfte vom Samenkern (*m.ch.*) abstammen. Nach O. HERTWIG.

In dieser Weise erhält eine Reihe sehr auffälliger Tatsachen, welche beim Studium des Zeugungsprozesses gewonnen worden sind, durch die Hypothese, daß die Erbmasse in den Kernen der Geschlechtszellen eingeschlossen ist, ihre einheitliche Erklärung.

Wenn Ei- und Samenzellen äquivalente Mengen von Idioplasma besitzen, so muß die gewaltige Größe der Eier auf einer Ansammlung nicht idioplasmatischer Substanzen beruhen. Daß zu diesen in erster Reihe die im Ei aufgespeicherten Reservestoffe gehören, die später als Nährmaterialien allmählich aufgebraucht werden, dürfte wohl von keiner Seite angefochten werden.

Die durch Verbindung von logischen Erwägungen mit den Beobachtungstatsachen der mikroskopischen Entwicklungslehre entstandenen Vorstellungen habe ich neuerdings als die „**Kernidioplasmatheorie**“ bezeichnet. Gegen sie ist von gegnerischer Seite öfters der Einwand erhoben worden, daß kein Grund vorliege, dem Kern einen Vorzug vor dem Plasma der Keimzellen einzuräumen: denn die im Mittelstück und kontraktilen Faden des Spermatozoon enthaltene protoplasmatische Substanz mische sich bei der Befruchtung doch auch dem Eiplasma bei, sie könne sich vermehren und auf alle Tochterzellen verteilen, wenn sich dies auch nicht direkt habe beobachten lassen.

Auch dieser Einwand ist nach dem gegenwärtigen Stand der exakten Forschung hinfällig geworden. Denn es ist jetzt durch Beobachtung an einzelnen tierischen Objekten sicher gestellt, daß Mittelstück und Faden des Spermatozoon bei der Vererbung keine Rolle spielen können.

In einer wichtigen, mit zuverlässigen Methoden ausgeführten Untersuchung der Befruchtung der Seeigeleier hat MEVES nachgewiesen, daß der aus Chondriosomen bestehende Teil des Mittelstücks des Samenfadens sich nach seinem Eindringen im Ei unverändert erhält und während der ersten Teilung nur in eine der beiden Tochterzellen gerät. Dasselbe wiederholt sich auch noch in einer ganzen Reihe der nächstfolgenden Teilungen. Das Mittelstück nimmt auch jetzt noch am Vermehrungsprozeß der Zellen nicht teil und wird als Ganzes immer nur in eine der Tochterzellen aufgenommen. Während also die Kernsubstanz äquivalent auf alle Tochterzellen verteilt wird, ist dies ganz sicher bei den übrigen Bestandteilen des Samenfadens nicht der Fall. Wenn das Ei z. B. in 32 Zellen zerfallen ist, findet sich nur in einer von ihnen das Mittelstück. An der Richtigkeit dieser Untersuchungen ist um so weniger zu zweifeln, als MEVES sie unternommen hatte in der Erwartung, das Gegenteil durch sie beweisen zu können.

Was ferner das Schicksal der kontraktilen Geißel des Samenfadens im Ei betrifft, so liegen hierüber zwei Angaben von VAN DER STRICHT und von LAMS vor. Der eine hat am Ei der Fledermaus, der andere am Ei des Meerschweinchens nachgewiesen, daß der Schwanz des Samenfadens noch längere Zeit nach der Befruchtung bestehen bleibt und bei der ersten Teilung gleichfalls nur einer der beiden ersten Tochterzellen zugeteilt wird. In meinen Augen sind derartige Beobachtungen, [illegible] Aufmerksamkeit auf diesen Punkt [illegible] ein wichtiger indirekter Beweis dafür, daß die Bedeutung eines Idioplasma nur der Kernsubstanz zukommen kann. Denn alle übrigen Substanzen, die noch im Samenfaden [illegible] in mancher Hinsicht noch rätselhaften [illegible] von vornherein nicht die [illegible] stellen muß, nämlich die Forderung, daß sie bei der Zellteilung auf die Embryonalzellen gleichmäßig verteilt wird.

Wenn wir die Kernidioplasmatheorie annehmen, so fällt dem Kern, welcher bisher zwar als ein konstantes, aber rätselhaftes Gebilde von unbekannter Bedeutung hatte beschrieben werden müssen, eine sehr wichtige Rolle im Zellenleben zu. Er könnte als das eigentliche Befruchtungs- und Vererbungsorgan der Zelle bezeichnet werden, indem in ihm eine dem Stoffwechsel der Zelle mehr entzogene Substanz (das Idioplasma NÄGELIS) enthalten ist[1]).

In den letzten Jahren ist von einigen Forschern, die Ansicht ausgesprochen worden, daß man die Wirkung der Befruchtung auch durch künstliche Mittel ersetzen könne. Namentlich glaubt LOEB, gestützt auf eine Reihe von Experimenten, die Befruchtung schon für einen chemisch-physikalischen Prozeß erklären zu können, und unterscheidet in seinen Schriften mehrfach neben der gewöhnlichen Befruchtung durch Samen eine osmotische und eine chemische Befruchtung. —

LOEB hat reife Eier von Seeigeln, Seesternen und Chaetopterus ¼—2 Stunden in künstliche Salzgemische gebracht, indem er Meerwasser entweder mit MgCl oder KCl oder NaCl oder CaCl in verschiedenen Prozenten versetzte. Wenn dann die Eier in reines Seewasser zurückgebracht wurden, begannen sie zum Teil bald in kleinerer, bald in größerer Menge, auch ohne mit dem Samen in Berührung gekommen zu sein, sich zu teilen und häufig bis zu einem bestimmten Larvenstadium zu entwickeln. Seeigeleier ließen sich bis zum Stadium der Blastula und häufig sogar bis zum Pluteus, Chaetopterus zur Trochophora züchten.

Die interessanten Experimente, die sich an entsprechende, noch ältere Versuche von RICHARD HERTWIG anschließen, sind von mehreren Forschern, besonders von MORGAN und YVES DELAGE bestätigt worden. An den Tatsachen an sich ist also nicht zu zweifeln, dagegen ist ihre Bedeutung eine andere, als ihnen LOEB gegeben hat. Denn ein Ersatz der Befruchtung durch künstliche Agentien kann in ihnen nicht gesehen werden, wenn wir uns vergegenwärtigen, was denn eigentlich beim Vorgang der Befruchtung das allein Wesentliche ist. Wie RICHARD HERTWIG mit Recht betont hat, muß man beim Befruchtungsprozeß zwei Reihen von Vorgängen unterscheiden und getrennt betrachten.

Der eine Vorgang ist die Verschmelzung zweier Zellen, die von einem weiblichen und einem männlichen Individuum abstammen. Und hierbei ist wieder das Wesentliche die Vereinigung oder, um einen Ausdruck von WEISMANN zu gebrauchen, die Amphimixis von Ei- und Samenkern. Hierdurch entsteht eine in ihrer feineren Organisation abgeänderte Zelle mit einer gemischten Anlagesubstanz und gibt die Grundlage für ein kindliches Geschöpf ab, welches die Eigenschaften seiner beiden Erzeuger in sich vereinigt. So steht der Befruchtungsvorgang in untrennbarem Zusammenhang mit der fundamentalen Frage der Vererbung, mit der Übertragung der väterlichen und der mütterlichen Eigenschaften auf das Kind.

---

1) Eine ausführliche Darstellung und Begründung einer Theorie der Vererbung findet der Leser 1. in meinem Lehrbuch: Allgemeine Biologie, 4. Aufl. 1912, Kap. XIII: „Die Zelle als Anlage eines Organismus; 2. in meinen Schriften: Zeit- und Streitfragen der Biologie, Heft 1, 1894, und: Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre, Jena 1909.

Der zweite Vorgang, der meist in auffälliger Weise sich als unmittelbare Folge der Befruchtung bemerkbar macht, ist die Entwicklungserregung. Die reifen Eier, die bis dahin teilungsunfähig zu sein schienen und ohne Befruchtung bald abgestorben sein würden, werden durch den Zutritt des Samenfadens zu Teilungen angeregt und direkt zum Eintritt in den Entwicklungsprozeß veranlaßt, aus dem das kindliche Geschöpf hervorgeht.

Von den beiden unterschiedenen Vorgängen macht der erste das eigentliche Wesen der Befruchtung aus, der zweite ist nur eine Begleiterscheinung und insofern nebensächlicher Art, als bei manchen Pflanzen- und Tierarten das Ei ja auch befruchtet werden kann, ohne dadurch den unmittelbaren Anstoß zur Entwicklung zu empfangen; im Gegenteil tritt es oft noch in ein Ruhestadium von längerer Dauer ein, nach welchem es erst später, aus meist unbekannten Ursachen angeregt, die Entwicklung beginnt. So verhalten sich die Wintereier der Daphniden und anderer Tiere, die Dauersporen niederer pflanzlicher und tierischer Organismen, die Infusorien in einer auf die Konjugation folgenden, längeren Periode.

Wenn daher die Befruchtung in einer Amphimixis zweier Zellen besteht, durch welche auf das Ei die Eigenschaften des Vaters durch den Samenfaden übertragen werden, so ist es wohl klar, daß chemische und physikalische Reize, durch welche Eier zur Teilung angeregt werden können, das Wesen des Befruchtungsprozesses in keiner Weise berühren und folglich auch keinen Ersatz für die Wirkung des Spermatozoons auf das Ei abgeben können. Denn ein Ersatz würde doch nur in dem Fall geschaffen sein, wenn der Experimentator auf künstlichem Wege eine männliche Keimzelle erzeugen und durch sie erbliche Eigenschaften auf das Ei übertragen könnte. So liegt denn die Erklärung auf einem anderen Gebiete. Da das Ei eine Zelle ist, so kann es, ebenso wie andere Zellen, z. B. bei Entzündungsprozessen, durch geeignete thermische, chemische, mechanische Reize zu Teilungen veranlaßt werden. Entwicklung des Eies ohne Befruchtung nennt man aber eine Parthenogenese, und man kann von der natürlichen Parthenogenese, welche unter besonderen Umständen bei manchen Arthropoden, Aphiden, Daphniden, Bienen usw. beobachtet wird, die durch chemische und physikalische Mittel hervorgerufene eine künstliche oder experimentelle Parthenogenese nennen, wie es auch mit Recht geschehen ist. Ein Ersatz der Befruchtung liegt also hier nicht vor, auch keine Nachahmung der Befruchtungserscheinungen, wie J. Loeb so häufig hervorhebt. Denn einen Empfängnishügel, einen eingedrungenen Samenfadenkopf, ein Centrosom mit Strahlung, einen Samenkern, eine Verschmelzung von Eikern und Samenkern, also nichts von dem, was sich im gesamten Pflanzen- und Tierreich überall bei dem Befruchtungsprozeß beobachten läßt, hat Loeb mit seinen Salzgemischen im Ei hervorrufen oder nachahmen können. — Im übrigen ist noch zu beachten, daß durch die angewandten Reagentien die Eier, wenn sie auch zur Entwicklung gebracht werden können, doch meist dabei eine größere oder geringere Schädigung erfahren und infolgedessen während der Furchung oder auf den Stadien der Keimblase, der Gastrula, des Pluteus, der Trochophora usw. einen Stillstand in der Entwicklung erfahren und bald darauf absterben und zerfallen.

Bei der Besprechung des Befruchtungsprozesses sei noch eine kleine Abschweifung auf das Gebiet pathologischer Erscheinungen gestattet.

Wie aus zahlreichen Beobachtungen hervorgeht, dringt bei den meisten Tieren und Pflanzen bei normalem Verlauf der Befruchtung immer nur ein einziger Samenfaden in ein Ei ein, wenn die zusammentreffenden Geschlechtszellen vollkommen gesund sind. Bei geschädigter Beschaffenheit der Eizelle jedoch erfolgt Überfruchtung durch zwei oder mehr Samenfäden **(Polyspermie)**.

Man kann Überfruchtung künstlich hervorrufen, wenn man die Eizelle auf experimentellem Wege schädigt, sei es, daß man sie vorübergehend in eine höhere oder eine niedere Temperatur bringt und so in eine Wärme- oder Kältestarre versetzt, sei es, daß man sie durch chemische Mittel beeinflußt, sie chloroformiert oder mit Chloralhydrat, Morphium, Strychnin, Nikotin, Chinin usw. behandelt, sei es, daß man sie auf mechanischem Wege (durch Schütteln) verletzt. Interessant ist es, bei allen diesen Mitteln zu sehen, wie der Grad der Überfruchtung gewissermaßen zu dem Grad der Schädigung in einer Proportion steht, wie Samenfäden sich z. B. in Eier, die schwach mit Chloral behandelt sind, in geringer Anzahl, dagegen zahlreicher in stärker narkotisierte Eier einbohren.

Außer der pathologischen Überfruchtung scheint bei manchen Tierarten, welche sehr dotterreiche Eier besitzen, auch normalerweise eine Überfruchtung sehr häufig oder sogar in der Regel eintreten zu können; sie könnte daher der ersteren als physiologische Überfruchtung zur Seite gestellt werden. So ist für viele Arthropodeneier das häufige Eindringen mehrerer Samenfäden durch Blochmann und Henking, für die Eier von Amphibien durch Kupffer, Fick und Michaelis, für die Eier von Selachiern und Reptilien durch Rückert und Oppel nachgewiesen worden. Die beiden letztgenannten Forscher haben hierbei die interessante Beobachtung gemacht, daß auch beim Eindringen vieler Samenfäden in das Ei doch nur ein Samenkern mit dem Eikern kopuliert, und daß von ihrem Verschmelzungsprodukt, dem Keimkern, die Kerne aller Embryonalzellen abstammen, während die übrigen in Mehrzahl vorhandenen Samenkerne außerhalb der Keimscheibe im Dotter liegen bleiben und hier den später zu erwähnenden Merocyten zum Teil den Ursprung geben.

Während in diesen Fällen die überfruchteten Eier normale Embryonen liefern, zeigen sie bei manchen Tieren, bei denen eine Schädigung des Eies die Überfruchtung veranlaßt hat, einen anormalen und monströsen Verlauf der Entwicklung.

Vor Jahren ist von Fol auf Grund von Wahrnehmungen, die er bei Echinodermen gemacht hatte, die Hypothese aufgestellt worden, daß die Entstehung von Doppel- und Mehrfachbildungen auf das Eindringen von zwei und mehr Samenfäden zurückzuführen sei. In dieser Form hat sich indessen die Hypothese nicht bewahrheitet.

Geschichte. Die mitgeteilten Tatsachen aus der Befruchtungslehre sind Errungenschaften der letzten Dezennien. Um von älteren Hypothesen abzusehen, nahm man bis zum Jahre 1875 gewöhnlich an, daß die Samenfäden in größerer Anzahl in den Eiinhalt eindringen, daselbst ihre Beweglichkeit verlieren und sich im Dotter auflösen.

Mir glückte es, beim Studium der Eier von Strongylocentrotus lividus ein Objekt zu finden, an welchem sich die inneren Befruchtungserscheinungen im ganzen leicht und sicher feststellen lassen, und zu zeigen, 1. daß infolge der Befruchtung wenige Minuten nach Zusatz des Samens in der Rinde des Dotters der Kopf eines Samenfadens von einer Strahlung umgeben auftritt und sich in ein kleines Körperchen umbildet, welches ich Samen- oder Spermakern nannte; 2. daß binnen 10 Minuten Ei- und Spermakern kopulieren; 3. daß normalerweise die Befruchtung nur durch einen Samenfaden erfolgt, während in pathologisch veränderte Eier mehrere Samenfäden eindringen können. So konnte ich damals die These aussprechen, daß die Befruchtung auf der Verschmelzung zweier Zellkerne beruht.

Wenige Monate später veröffentlichte VAN BENEDEN, daß bei den Säugetieren der Furchungskern aus Verschmelzung zweier Kerne entsteht, was auch schon früher an mehreren anderen Objekten von AUERBACH (vgl. die Anmerkung am Schlusse dieses Abschnittes) und von BÜTSCHLI beobachtet worden war; er sprach hierbei die Vermutung aus, daß der eine von ihnen, der zuerst peripher gelegen ist, zum Teil von der Substanz der Samenfäden herrühren möge, welche er in größerer Anzahl mit der Dotterrinde verschmelzen und sich mit ihr vermischen ließ. Bald darauf verfolgte FOL an den Eiern der Echinodermen den Moment des Eindringens eines Samenfadens in das Ei auf das genaueste und entdeckte die Bildung eines Empfängnishügels (cône d'attraction). Seitdem ist durch zahlreiche Arbeiten (SELENKA, FOL, HERTWIG, CALBERIA, KUPFFER, NUSSBAUM, VAN BENEDEN, EBERTH, FLEMMING, ZACHARIAS, BOVERI, PLATNER, TAFANI, BÖHM, RÜCKERT, SOBOTTA, FICK, MICHAELIS u. a.) dargetan worden, daß auch in anderen Objekten und in anderen Stämmen des Tierreiches die Befruchtungsvorgänge in der gleichen Weise verlaufen. Hierbei wurde das Verständnis des Befruchtungsvorganges namentlich durch die Arbeiten von VAN BENEDEN über das Ei von Ascaris megalocephala wesentlich gefördert, denen sich die wichtigen Untersuchungen von BOVERI u. a. über dasselbe Objekt angereiht haben.

Ein weiterer Fortschritt ist durch die Centrosomenlehre von BOVERI herbeigeführt worden, durch den Nachweis, daß die Centrosomen des Furchungskerns allein vom Centrosom des Samenkerns abstammen, und daß dieses wieder einen winzigen Bestandteil vom Mittelstück des Samenfadens ausmacht. Gegen die „Centrosomentheorie der Befruchtung" hat sich neuerdings LILLIE (Studies of fertilization in Nereis, 1912) ausgesprochen auf Grund von Experimenten, in denen er Eier von Nereis während der Befruchtung der Wirkung der Centrifugalkraft ausgesetzt und dadurch nur Bruchstücke vom Kopf des Samenfadens in die Eirinde hat eindringen lassen.

Die Identität der Befruchtungsvorgänge im Tier- und Pflanzenreich haben STRASBURGER und GUIGNARD in einer Reihe vortrefflicher Untersuchungen bewiesen.

1884 sind die Befruchtungserscheinungen noch für eine Theorie der Vererbung gleichzeitig von STRASBURGER und von mir verwertet worden, wobei wir an logische Erwägungen von NÄGELI anknüpften. Wir suchten zu beweisen, daß die männliche und die weibliche Kernsubstanz, wie früher schon vermutungsweise von anderen ausgesprochen worden war (KEBER, HAECKEL, HASSE), der Substanz entsprechen, für welche NÄGELI den Begriff der „Idioplasma" eingeführt hat, und durch welche sich die Eigenschaften der Eltern auf ihre Nachkommen vererben. Daher habe

ich meine Theorie auch neuerdings als die Kernidioplasmatheorie bezeichnet. In ähnlicher Weise haben sich darauf KÖLLIKER, ROUX, BAMBEKE, WEISMANN, VAN BENEDEN, BOVERI usw. geäußert, während VERWORN, FICK usw. Bedenken dagegen erhoben haben.

Anmerkung I. Das schwierige Vererbungsproblem, NÄGELIS Idioplasmatheorie und die Gründe, welche für die Hypothese sprechen, daß die Kerne die Träger des Idioplasma sind, habe ich in ausführlicher Weise in der IV. Auflage meiner Allgemeinen Biologie, Jena 1912, Kapitel XIII, XIX, XXV, XXVI, XXVII, XXXI besprochen.

Anmerkung II. In einem 1898 erschienenen Aufsatz von BORN (Anatomischer Anzeiger, Bd. XIV, Nr. 9) heißt es: „AUERBACH hat der modernen Lehre von der Befruchtung ihr dauerndes Fundament geliefert: es sollte nie vergessen werden, daß dieses Verdienst durchaus AUERBACH zugehört.“ Diese Darstellung von BORN ist eine durchaus irrige. Wie weit AUERBACH, trotzdem er in der Eizelle von Ascaris zwei Kernbläschen gesehen hat, von einem Verständnis der Erscheinungen und ihres Zusammenhanges mit der Befruchtung, überhaupt von der Aufstellung einer Befruchtungstheorie, welche jetzt ein Gemeingut geworden ist, wegen des Fehlens der Fundamente noch entfernt war, wird der Leser am besten ersehen, wenn er sich die Mühe nimmt, die kurze Besprechung durchzusehen, welche AUERBACH selbst in der Jenaer Literaturzeitung (1876, Nr. 7) von meiner Abhandlung über den Befruchtungsprozeß gegeben hat.

DRITTES KAPITEL.

Der Furchungsprozeß und die an ihm sich anschließenden Embryonalstadien der Morula und Blastula.

a) Der Furchungsprozeß.

An die Befruchtung schließt sich meist in unmittelbarer Folge die weitere Entwicklung an, die damit beginnt, daß die Eizelle, der einfache Elementarorganismus, infolge des Furchungsprozesses in eine immer mehr an Zahl zunehmende Menge von kleinen Zellen zerfällt. Das Studium der Furchung wollen wir mit einem recht einfachen Falle beginnen; wir wählen daher auch hier wieder als Grundlage für die Darstellung das Ei eines Echinoderms.

Wenige Minuten nach der Befruchtung (Fig. 71) sieht man am lebenden Echinodermenei den kleinen, kugligen Furchungskern als ein helles Bläschen in der Mitte des Dotters liegen und von Protoplasmastrahlen, wie eine Sonne von ihren Lichtstrahlen, umgeben werden.

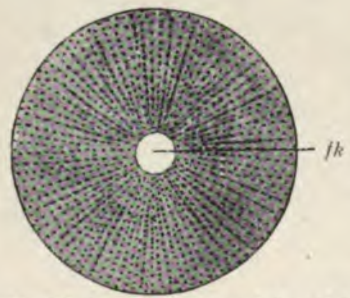


Fig. 71. **Ei eines Seeigels nach beendeter Befruchtung.** 300mal vergr. Ei- und Samenkern sind zum Furchungskern (*fk*) verschmolzen, der im Zentrum einer Protoplasmastrahlung liegt. Nach O. Hertwig.

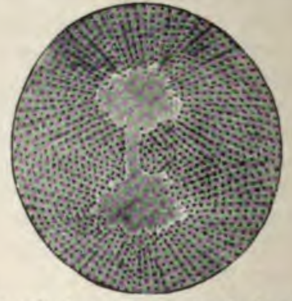


Fig. 72. **Ei eines Seeigels in Vorbereitung zur Teilung.** Nach dem lebenden Objekt gezeichnet. Der Kern ist im frischen Zustand nicht mehr zu sehen, an seiner Stelle ist eine Hantelfigur entstanden. Nach O. Hertwig.

Die Strahlung tritt während des Lebens an unserem Objekt deswegen so klar hervor, weil die zahlreichen, im Dotter eingelagerten, kleinen Körnchen, der strahligen Anordnung des Protoplasmakörpers passiv folgend, ebenfalls in radiären Reihen angeordnet sind. Nach kurzer Zeit beginnt das Strahlungssystem, das in den Befruchtungsvorgängen seine Erklärung findet, zu erblassen; an seiner Stelle entstehen allmählich zwei an entgegengesetzten Punkten des Kerns auftauchende Strahlensysteme,

die erst klein beginnen, dann von Minute zu Minute deutlicher ausgeprägt und größer werden, sich schließlich wieder über die ganze Dotterkugel ausdehnen und sie in zwei um je ein Attraktionszentrum herum strahlig angeordnete Massen zerlegen (Fig. 72).

In der Mitte der beiden Strahlungen unterscheidet man bei ihrem Auftauchen einen kleinen, homogenen Fleck, der sich an die Kernoberfläche anschmiegt und frei von Körnchen ist. In ihm ist das Centrosom eingeschlossen, welches sich am lebenden Objekt nicht erkennen läßt.

Je mehr die Strahlungen deutlicher ausgeprägt werden und sich in der Nachbarschaft wieder ausdehnen, um so mehr nehmen in der Umgebung der Centrosomen die Ansammlungen von homogenem, ganz körnerfreiem Protoplasma zu und rücken allmählich weiter auseinander. Da zu dieser Zeit auch der Kern seine bläschenförmige Beschaffenheit verliert und die für andere Objekte schon beschriebene Spindelstruktur (Fig. 63 u. 70) annimmt, die sich während des Lebens wegen ihrer Feinheit der Beobachtung ganz entzieht, entsteht im körnigen Dotter das in Fig. 72 dargestellte, außerordentlich charakteristische



Fig. 73. **Ei eines Seeigels im Moment der Teilung.** 300 mal vergr. Eine Ringfurche schneidet in den Dotter ein und halbiert ihn in einer Ebene, die rechtwinklig die Mitte der Kernachse und die Längsachse der Hantelfigur schneidet. Nach O. HERTWIG.

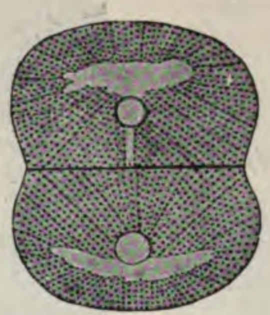


Fig. 74. **Ei eines Seeigels nach der Zweiteilung.** In jedem Teilprodukt ist ein bläschenförmiger Tochterkern entstanden. Die strahlige Anordnung des Protoplasma beginnt undeutlich zu werden. Die Fig. 73 und 74 sind nach dem lebenden Objekt gezeichnet. Nach O. HERTWIG.

Bild, welches man passenderweise einer Hantel, wie sie beim Turnen gebraucht wird, vergleichen kann. Die beiden Ansammlungen von homogenem Protoplasma, in deren Mitte die Pole der Teilungsfigur eingeschlossen sind, entsprechen den Köpfen der Hantel. Der die letzteren verbindende, körnchenfreie Streifen zeigt die Stelle an, wo auf den vorausgehenden Stadien der jetzt unsichtbar gewordene Kern gelegen war, der sich zur Spindel umgewandelt hat und mit seinen Enden bis zu den Centrosomen heranreicht. Um die homogene Hantelfigur herum ist die körnige Dottermasse in zwei Strahlensystemen angeordnet, welchen FOL den Namen Amphiaster oder Doppelstern gegeben hat.

Jetzt beginnt sich das anfangs rein kuglige Ei in der Richtung der Achse der Hantelfigur etwas in die Länge zu strecken und in die Endphase der Teilung rasch einzutreten (Fig. 73). Entsprechend einer Ebene, welche man mitten durch die Hantelfigur senkrecht zu ihrer Längsachse hindurchlegen kann, bildet sich an der Oberfläche des Eies eine Ringfurche aus. Dieselbe schneidet rasch tiefer in die Eisubstanz

ein und zerlegt sie in kurzer Zeit in zwei gleiche Hälften, von denen eine jede die Hälfte der Spindel mit einer Gruppe der Tochtersegmente, die Hälfte der Hantelfigur und ein protoplasmatisches Strahlensystem erhält.

Gegen Ende der Durchschnürung grenzen die sich trennenden Eihälften nur noch an einer kleinen Stelle ihrer Oberfläche, in der Gegend des Hantelstieles, aneinander. Nach Beendigung der Teilung aber legen sie sich bald wieder mit ihren Teilungsflächen in ganzer Ausdehnung dicht aneinander und platten sich hier gegenseitig so ab, daß eine jede nahezu einer Halbkugel gleicht (Fig. 74).

Währenddem wird am lebenden Objekt auch der Kern wieder sichtbar. Etwa in der Gegend, wo Hantelstiel und Hantelkopf ineinander übergehen, also in einiger Entfernung von dem Centrosom, tauchen einige kleine Vakuolen auf, die dadurch gebildet werden, daß sich die Tochterchromosomen mit Kernsaft durchtränken. Sie verschmelzen dann in sehr kurzer Zeit untereinander zu einem kugligen Bläschen, dem Tochterkern (Fig. 74). Die strahlige Anordnung des Protoplasma wird immer undeutlicher und macht, wenn die Zelle sich rasch wieder zur nächsten Teilung anschickt, einer neu sich ausbildenden Doppelstrahlung Platz.

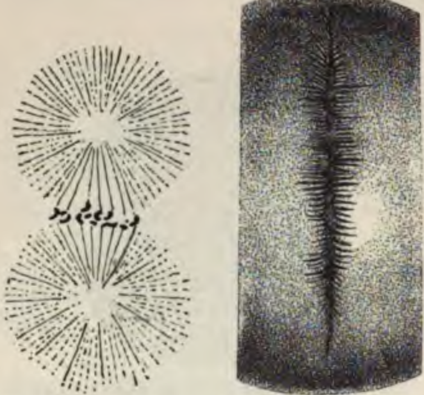

Fig. 75. Fig. 76.

Fig. 75. **Kernfigur eines Eies von Strongylocentrotus.** 1 Stunde 20 Min. nach der Befruchtung. Ei mit Reagentien behandelt. Nach O. Hertwig.

Fig. 76. **Stück von der oberen Hemisphäre eines Eies von Rana temporaria,** eine Viertelstunde nach dem Sichtbarwerden der ersten Furche zur Zeit, wo der Strahlenkranz am schönsten ausgebildet ist. Nach Max Schultze.

Zur Untersuchung mit Reagentien und namentlich zum Studium der chromatischen Figuren sind die Echinodermeneier viel weniger geeignet als die Ascariseier. Es sind nämlich bei ihnen die schleifenförmigen Kernsegmente sehr klein und zahlreich, so daß sie selbst noch bei starken Vergrößerungen den Anblick kleiner Körnchen darbieten. So gibt uns Fig. 75 die Darstellung einer Spindel nach Behandlung mit Reagentien und Farbstoffen; sie entspricht etwa dem in Fig. 72 abgebildeten Zustande des lebenden Eies, zu dessen Ergänzung sie dienen kann. Vom Ei des Amphioxus ist das Stadium in Fig. 62 dargestellt.

Der Durchschnürungsprozeß nimmt an sehr großen Eiern, bei denen viel Dottermasse zu bewältigen ist, wie z. B. bei den Froscheiern, geraume Zeit für sich in Anspruch, so daß die zweite Teilung schon beginnen kann, ehe noch die erste ganz vollendet ist. Bei den Froscheiern läßt sich hierbei eine interessante Erscheinung beobachten, welche in der Literatur unter dem Namen des Faltenkranzes (Reichert, Max Schultze) beschrieben worden ist (Fig. 76). Die erste Furche beginnt zunächst auf der nach oben gekehrten, schwarz pigmentierten Hemisphäre des Eies in einem kleinen Bezirk aufzutreten; sie nimmt, indem sie in die Substanz tiefer einschneidet, an Länge zu

und dehnt sich im Laufe einer halben Stunde um die ganze Peripherie der Kugel aus, so daß sie auf der nach abwärts gekehrten, hellen Fläche am spätesten sichtbar wird und von hier aus auch am wenigsten tief in den Dotter eindringt. Bei ihrem Auftreten erscheint nun die erste Furche nicht glatt, sondern sie ist — am deutlichsten zur Zeit, wo sie ein Drittel der Länge des Eiumfanges erreicht hat — mit zahlreichen, kleinen Furchen besetzt, welche meist unter rechtem Winkel zu beiden Seiten in sie einmünden (60—100 auf jeder Seite, Fig. 76). So entsteht ein höchst anziehendes Bild, vergleichbar einem langen, tiefen Gebirgstal, von welchem nach beiden Seiten kleine, kurze Seitentäler in großer Zahl abgehen. Je weiter die Teilung fortschreitet und die Hauptfurche tiefer wird, um so mehr nehmen die Seitenfurchen an Zahl ab und verschwinden endlich ganz.

Der so eigentümlich und scharf ausgebildete Faltenkranz ist ein Phänomen, welches mit der Zusammenziehung des Protoplasma bei der Einschnürung zusammenhängt.

An die erste Teilung schließt sich nach kurzer Ruhepause alsbald die zweite, an diese die dritte, vierte Teilung usw. an, wobei sich jedesmal an Kern und Protoplasma dieselbe Reihe von Veränderungen wiederholt, wie sie oben beschrieben wurde. Es zerfallen also in rascher Folge die zwei ersten Tochterzellen weiterhin in vier, diese in 8, 16, 32, 64 Teilstücke und so fort (Fig. 77), bis ein großer, kugliger Haufen entstanden ist, der den Namen der Morula oder Maulbeerkugel erhalten hat, weil die Zellen als kleine Höcker an seiner Oberfläche vorspringen.

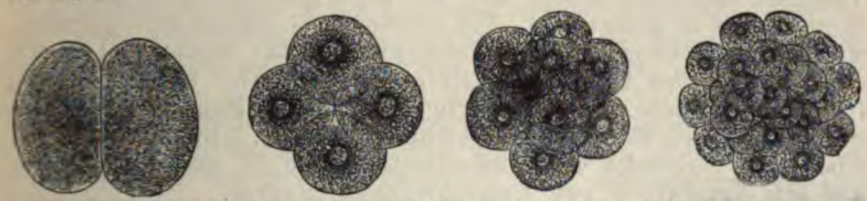


Fig. 77. **Verschiedene Stadien des Furchungsprozesses** nach Gegenbaur.

Während des zweiten und dritten Furchungsstadiums läßt sich ein streng gesetzmäßiges Verhalten in der Richtung, welche die sich bildenden Furchungsebenen zueinander einhalten, leicht erkennen. Es halbiert nämlich stets die zweite Furchungsebene die erste und schneidet sie rechtwinklig, die dritte Ebene aber steht wieder senkrecht auf den beiden ersten und geht durch die Mitte der Achse hindurch, in welcher sie sich schneiden. Wenn man nun die Enden dieser Achse als Pole des Eies betrachtet, so kann man die beiden ersten Teilungsebenen als meridionale, die dritte als eine äquatoriale bezeichnen. Es empfiehlt sich ferner nach dem Vorschlage von Grönros und Sobotta auch noch andere Bezeichnungen der mathematischen Geographie zu entnehmen und Furchen, welche dem Äquator parallel verlaufen und daher den Breitengraden der Erdkugel in der Richtung entsprechen, Latitudinalfurchen zu nennen. Teilebenen endlich, welche der Oberfläche des Eies parallel gerichtet sind und demnach ein oberflächlich gelegenes von einem mehr zentral befindlichen Teilstück trennen, können tangentiale heißen.

Die streng gesetzmäßige und regelmäßige Stellung, welche die drei ersten Teilebenen zueinander einhalten, wird durch ein Wechsel-

verhältnis bedingt, in welchem Kern und Protoplasma zueinander stehen. Hierbei sind folgende zwei Regeln zu beachten: 1. Die Teilungsebene halbiert stets rechtwinklig die Achse der Spindel. 2. Die Achse der Kernspindel steht wieder in einem Abhängigkeitsverhältnis zur Form und Differenzierung des sie umhüllenden, protoplasmatischen Körpers, und zwar so, daß die beiden Pole des Kerns sich in der Richtung der größten Protoplasmamassen einstellen. So kann z. B. in einer Kugel, in welcher das Protoplasma gleichmäßig verteilt ist, die zentral gelegene Spindel in der Richtung eines jeden Radius zu liegen kommen, in einem eiförmigen Protoplasmakörper dagegen nur in dem längsten Durchmesser. In einer kreisrunden Protoplasmascheibe liegt die Kernachse parallel zur Oberfläche in einem beliebigen Durchmesser des Kreises, in einer ovalen Scheibe dagegen wieder nur im längsten Durchmesser.

Um nun nach diesen allgemeinen Bemerkungen auf unseren zu erklärenden Fall zurückzukommen, so bildet jede Tochterzelle, wenn die erste Teilung abgelaufen ist, eine Halbkugel. Nach unserer Regel kann die Tochterspindel sich nicht vertikal zur Grundfläche der Halbkugel stellen, sondern muß parallel zu ihr gerichtet sein, so daß ein Zerfall in zwei Quadranten erfolgen muß. Hierauf muß die Spindelachse wieder mit der Längsachse des Quadranten zusammenfallen, wodurch dieser in zwei Oktanten zerlegt wird.

Von dem oben geschilderten Teilungsvorgang gibt es einige wichtige Abweichungen, die zwar die feineren, auf den Kern sich beziehenden Vorgänge unberührt lassen, aber die Form der Teilstücke betreffen, in welche das Ei zerlegt wird. Die Abweichungen werden hervorgerufen, wie jetzt im einzelnen noch genauer durchgeführt werden soll, durch den verschiedenen Gehalt der Eier an Reservestoffen und durch ihre früher beschriebene, verschiedenartige Verteilung. Man kann die hierdurch bedingten Formen des Furchungsprozesses, obwohl sie durch Übergänge verbunden sind, zweckmäßigerweise in zwei Abteilungen und jede Abteilung in zwei Unterabteilungen sondern.

Zu der ersten Abteilung rechnet man solche Eier, welche durch den Furchungsprozeß vollständig in Teilstücke zerlegt werden. Man bezeichnet daher die Furche als eine totale und unterscheidet, je nachdem die Teilstücke von gleicher oder von ungleicher Größe werden, als Unterarten eine äquale oder gleichmäßige und eine inäquale oder ungleichmäßige Furchung.

Der totalen stellt man die partielle Furchung gegenüber. Sie findet sich bei Eiern, welche mit sehr reichlichem Dottermaterial versehen und daher von beträchtlicher Größe sind, und bei denen gleichzeitig die schon früher beschriebene Sonderung in einen aus Bildungsdotter und in einen aus Nahrungsdotter bestehenden Teil deutlich eingetreten ist. Hier erfährt nun bloß der Bildungsdotter einen Zerklüftungsprozeß, während die Hauptmasse des Eies, der Nahrungsdotter, ungeteilt und von den embryonalen Entwicklungsvorgängen im ganzen unberührt bleibt; daher der Name teilweise oder partielle Furchung. Sie zerfällt wieder in die beiden Untertypen der diskoidalen und der superficialen Furchung, je nachdem der Bildungsdotter als Scheibe dem Nahrungsdotter aufliegt oder ihn als dicke Rindenschicht umhüllt. Remak hat die Eier, die sich total furchen, als holoblastische, dagegen die Eier mit partieller Furchung als meroblastische bezeichnet.

Wir können daher folgendes Furchungsschema aufstellen:

I. Typus. Totale Furchung a) äquale „ b) inäquale „	holoblastische Eier.
II. Typus. Partielle „ a) diskoidale „ b) superficiale „	meroblastische Eier.

Eine genauere Darstellung (Kernteilung) der Teilungsregeln der Eizellen findet sich in meinem Lehrbuch der allgemeinen Biologie, 4. Aufl., 1912, S. 183—202 und 239—248. Hierbei sei auch darauf aufmerksam gemacht, daß im Pflanzen- und Tierreich zuweilen durch besondere Faktoren veranlaßte Ausnahmen von den allgemeinen Regeln vorkommen. Eine solche Ausnahme liefern z. B. schon die oben besprochenen Prozesse bei der Bildung der Polzellen (Stellung der Polspindel). Andere Ausnahmen finden sich zusammengestellt in einer Abhandlung von JENNINGS, sowie in WILSON, The cell in development and inheritance (2. Aufl.).

Ia. Die äquale Furchung.

Bei der allgemeinen Besprechung des Furchungsprozesses sind wir mit den Erscheinungen der äqualen Furchung bereits bekannt geworden. Zu dem oben Gesagten ist noch hinzuzufügen, daß dieser Typus am häufigsten bei den Wirbellosen anzutreffen ist. Unter den Wirbeltieren wird er nur beim Amphioxus und bei den Säugetieren beobachtet. Da indessen bei ihnen schon frühzeitig geringe Verschiedenheiten in der Größe der Teilungskugeln hervortreten, sind mehrere Forscher veranlaßt worden, auch die Furchung des Amphioxus und der Säugetiere als inäquale zu bezeichnen. Wenn ich diesem Vorschlag nicht gefolgt bin, so geschah es aus dem Grunde, weil die Unterschiede zwischen den Zellen nur geringfügiger Art sind, weil der Kern in der Eizelle und ebenso in ihren Teilstücken noch zentral liegt, und weil die einzelnen Furchungsarten überhaupt nicht scharf abzugrenzen, sondern durch Übergänge verbunden sind. Um den kleinen Besonderheiten des Furchungsprozesses des Amphioxus und der Säugetiere auch Rechnung zu tragen, haben einige Forscher noch eine „adäquale Furchung" als einen besonderen Typus unterschieden.

Vom Amphioxus gibt HATSCHEK an, daß auf dem achtzelligen Stadium vier kleinere und vier etwas größere Zellen vorhanden sind, und daß von da an auf allen späteren Stadien ein Größenunterschied zu bemerken ist, daß daher der Furchungsprozeß in einer ähnlichen Weise abläuft, wie später für das Froschei beschrieben werden wird. Das Ei des Kaninchens, über welches die sorgfältigen Untersuchungen von VAN BENEDEN vorliegen, zerfällt gleich von Anfang an in zwei Teilstücke von etwas ungleicher Größe; auch treten vom dritten Teilungsstadium an Unterschiede in der Schnelligkeit ein, in welcher bei den einzelnen Segmenten die Teilungen aufeinanderfolgen. Nachdem die vier Furchungskugeln sich in acht geteilt haben, kommt es zu einem Stadium mit 12 Kugeln; darauf folgt ein anderes mit 16 und später ein weiteres mit 24.

Ib. Die inäquale Furchung.

Als Grundlage der Beschreibung möge das Ei der Amphibien dienen, dessen Bau schon früher besprochen wurde. Sowie das Ei vom

Frosch oder Triton in das Wasser entleert und befruchtet wird, so richtet sich alsbald die schwarz pigmentierte oder animale Eihälfte unter Aufquellung der Gallerthülle nach oben, weil sie mehr Protoplasma und kleinere Dotterplättchen enthält und leichter als die vegetative Hälfte ist. Die Ungleichmäßigkeit in der Verteilung der verschiedenen Dotterbestandteile bedingt auch eine veränderte Lage des Furchungskerns. Während dieser in allen Fällen, in denen die Reservestoffe gleichmäßig verteilt sind, eine zentrale Lage einnimmt, rückt er überall, wo sich das Ei aus einer an Deutoplasma reicheren und aus einer an Protoplasma reicheren Hälfte zusammensetzt, in das Bereich der letzteren hinein. Beim Froschei findet man ihn daher in der schwarz pigmentierten, nach oben gelegenen Hemisphäre.

Wenn sich hier der Kern zur Teilung anschickt, kann sich seine Achse nicht mehr in jedem beliebigen Radius des Eies einstellen; infolge der ungleichmäßigen Verteilung des Protoplasma im Eiraum steht er unter dem Einfluß des protoplasmareicheren, pigmentierten Teils des Eies, welcher wie eine Kalotte dem an Dotterplättchen reicheren Teil

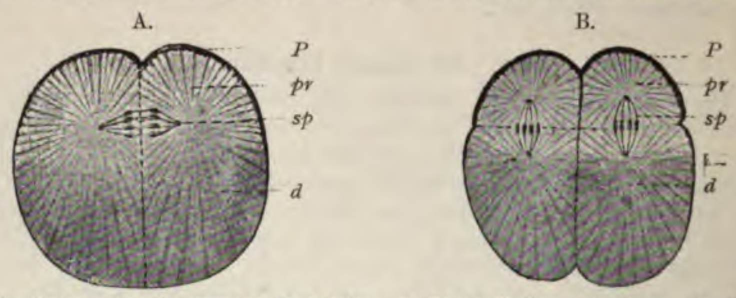


Fig. 78. **Schema der Teilung des Froscheies.** A. Erstes Teilungsstadium. B. Drittes Teilungsstadium. Die vier Teilstücke des zweiten Teilungsstadiums beginnen durch eine Äquatorialfurche in acht Stücke zu zerfallen. *P* Pigmentierte Oberfläche des Eies am animalen Pol: *pr* protoplasmatischer; *d* dotterreicher Teil des Eies; *sp* Kernspindel.

aufliegt und wegen seiner geringeren spezifischen Schwere obenauf schwimmt und horizontal ausgebreitet ist. In einer horizontalen Protoplasmascheibe aber kommt die Kernspindel horizontal zu liegen (Fig. 78 A *sp*); mithin muß die Teilungsebene sich in vertikaler Richtung bilden. Zuerst beginnt sich eine kleine Furche am animalen Pole zu zeigen, weil dieser mehr unter dem Einfluß der ihm genährten Kernspindel steht und mehr Protoplasma enthält, von welchem die Bewegungserscheinungen bei der Teilung ausgehen. Die Furche vertieft sich langsam nach abwärts und schneidet nach dem vegetativen Pole zu durch.

Durch den ersten Teilungsakt erhalten wir zwei Halbkugeln (Fig. 79, $_2$), von denen eine jede aus einem protoplasmareicheren, nach oben gerichteten und einem nach abwärts gekehrten, protoplasmaärmeren Abschnitt zusammengesetzt ist. Dadurch wird erstens die Lage und zweitens die Achse des Kerns, wenn er sich zur zweiten Teilung anschickt, wieder fest bestimmt. Den Kern haben wir nach der von uns oben aufgestellten Regel im protoplasmareicheren Abschnitt aufzusuchen; zu seiner Längsachse muß sich die Achse der Spindel parallel einstellen, sie muß also horizontal zu liegen kommen. Die zweite Teilungsebene ist daher, wie die erste, lotrecht und schneidet sie rechtwinklig.

Nach Ablauf der zweiten Furchung besteht das Amphibienei aus vier Quadranten (Fig. 79, $_4$), die durch vertikale Teilungsebenen von-

einander getrennt sind und zwei ungleichwertige Pole besitzen, einen protoplasmareicheren, leichteren, nach oben gerichteten und einen dotterreicheren, schwereren, nach abwärts gekehrten. Beim äqual sich furchenden Ei sehen wir, daß auf dem dritten Teilungsstadium die Achse der Kernspindel sich parallel zur Längsachse des Quadranten einstellt. Das ist auch hier in einer etwas modifizierten Weise der Fall. Wegen des größeren Protoplasmareichtums der oberen Hälfte des Quadranten kann die Spindel nicht wie bei dem äqual sich furchenden Ei in die Mitte zu liegen kommen, sondern muß dem animalen Pol des Eies mehr genähert sein (Fig. 78 B, *sp*). Ferner steht sie genau vertikal, da die vier Quadranten des Amphibieneies wegen der ungleichen Schwere ihrer beiden Hälften im Raume fest orientiert sind. Infolgedessen muß jetzt die dritte Teilungsebene eine horizontale werden, ferner muß sie oberhalb des Äquators der Eikugel mehr oder

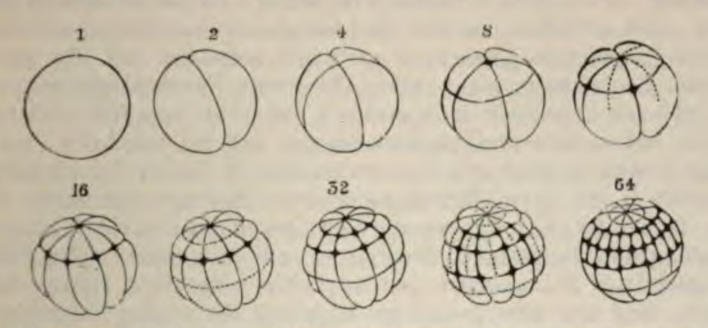


Fig. 79. **Furchung von Rana temporaria,** nach ECKER. Die über den Figuren stehenden Zahlen geben die Anzahl der in dem betreffenden Stadium vorhandenen Segmente an.

minder nach ihrem animalen Pole zu gelegen sein (Fig. 79, $_8$). Die Teilprodukte sind von sehr ungleicher Größe und Beschaffenheit und sind der Grund, warum man diese Form der Furchung als eine inäquale bezeichnet hat. Die vier nach oben gelegenen Segmente sind kleiner und dotterärmer, die vier unteren viel größer und dotterreicher. Nach den Polen, denen sie zugekehrt sind, werden sie auch als animale und vegetative Zellen voneinander unterschieden.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird der Unterschied zwischen den animalen und den vegetativen Zellen immer größer, da die Zellen um so rascher und häufiger sich teilen, je protoplasmareicher sie sind. Auf dem vierten Stadium werden zuerst die vier oberen Segmente durch vertikale Furchen in acht zerlegt; erst nach einiger Zeit zerfallen in derselben Weise auch die vier unteren, so daß jetzt das Ei aus acht kleineren und acht größeren Zellen zusammengesetzt ist (Fig. 79, $_{16}$). Nach einer kurzen Ruhepause teilen sich abermals zuerst die acht oberen Segmente, und zwar jetzt durch eine äquatoriale Furche, und etwas später zerlegt eine ähnliche Furche auch die acht unteren Stücke (Fig. 79, $_{32}$). In gleicher Weise zerfallen die 32 Segmente in 64 (Fig. 79, $_{64}$). Auf den nun folgenden Stadien werden die Teilungen in der animalen Hälfte der Eikugel noch mehr als in der vegetativen beschleunigt. Während die 32 animalen Zellen durch zwei rasch aufeinanderfolgende Teilungen schon in 128 Stücke zerlegt sind, findet man in der unteren Hälfte noch 32 Zellen, die in Vorbereitung zur Furchung begriffen sind. So

kommt es, daß als Endresultat des Furchungsprozesses ein **kugliger Zellenhaufen mit ganz ungleichwertigen Hälften** entsteht, einer nach oben gelegenen, animalen Hälfte mit kleinen, pigmentierten Zellen und einer vegetativen Hälfte mit größeren, dotterreichen, hellen Zellen.

Aus dem Verlauf der inäqualen Furchung und aus einer Reihe anderer Erscheinungen läßt sich ein zuerst von BALFOUR formuliertes, allgemeines Gesetz aufstellen, daß die **Schnelligkeit der Furchung proportional ist der Konzentration des im Teilungsstück befindlichen Protoplasma.** Protoplasmareiche Zellen teilen sich rascher als solche, die viel mit Deutoplasma beladen sind.

Unter den Wirbeltieren wird partielle Furchung bei den meroblastischen Eiern der Teleostier, Selachier, Reptilien und Vögel gefunden. Wie zwischen äqualer und inäqualer Furchung, so lassen sich auch alle möglichen Übergänge zwischen letzterer und der partiellen Furchung beobachten, wenn man die ersten Entwicklungsprozesse bei einer größeren Anzahl von Vertretern der einzelnen Wirbeltierklassen verfolgt. Schon die Amphibien lehren uns, daß bei den Arten, bei denen die Eier besonders groß und dotterreich sind [z. B. bei Salamandra mac. (GRÖNROOS)], die erste Meridional-Furche nur am animalen Pol, in dessen Nähe der Furchungskern liegt, rasch einschneidet, dann aber außerordentlich langsam fortschreitet und erst nach vielen Stunden am vegetativen Pol anlangt und auch die vegetative Hälfte des Eies halbiert. Ehe dies aber geschieht, ist schon die zweite Furche am animalen Pol aufgetreten, ja selbst die dritte und vierte. Dadurch wird der Gegensatz zwischen animaler und vegetativer Eihälfte noch erheblich größer als beim Froschei.

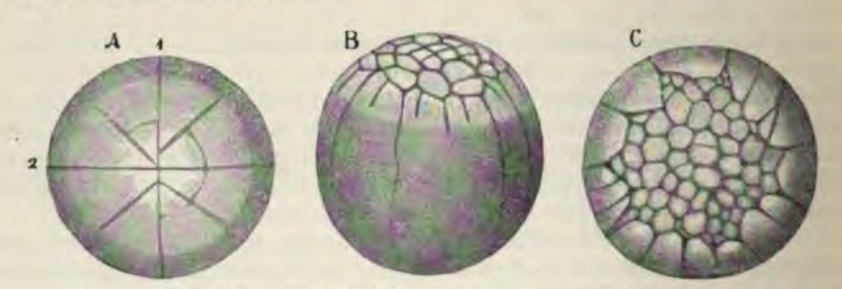


Fig. 80. **Drei Furchungsstadien von Amia calva.** Nach WHITMAN.

Als ein vermittelndes Glied zwischen inäqualer und partieller Furchung sind namentlich die Eier der Ganoiden (Stör, Lepidosteus, Amia) von Interesse. Als Beispiel diene der Furchungsprozeß bei Amia calva, welchen WHITMAN, EYCLESHYMER und H. VIRCHOW untersucht haben (Fig. 80).

Während die beiden sich rechtwinklig schneidenden, meridionalen Furchen noch in ihrer Ausdehnung auf die Umgebung des animalen Poles beschränkt sind (Fig. 80 A), treten schon die Furchen der dritten Teilungsphase auf, sind aber nicht wie beim Frosch latitudinale, sondern wiederum vertikale, und zwar nehmen sie in einiger Entfernung vom oberen Pol von einer der beiden ersten Meridionalfurchen ihren Aus-

gang. Bald schließt sich die vierte Teilphase an sie an, in welcher sich erst latitudinale Furchen in großer Polnähe (Fig. 80 A) bilden und von den acht ersten großen Teilstücken, welche am vegetativen Pol immer noch in eine gewissermaßen ungeteilte Dottermasse übergehen, acht kleine Zellen in der Umgebung des animalen Poles abgrenzen.

Auf der nächsten Phase, in welcher die Zahl der Zellen auf 32 anwächst, beginnen die acht großen vegetativen Stücke durch acht meridionale Furchen weiter zerlegt zu werden. An dem Ring der animalen Zellen dagegen treten tangentiale Teilebenen auf, welche bei Betrachtung von außen zu erkennen sind, und durch welche erst jetzt die acht animalen Zellen auch nach innen von den darunter gelegenen Dotterstücken abgetrennt werden, so daß hier das Ei doppelschichtig wird. Zu dieser Zeit schneiden auch endlich die beiden ersten Meridionalfurchen am vegetativen Pol durch.

Weiterhin teilen sich durch latitudinale Furchen von den 16 vegetativen Stücken wieder 16 animale Zellen ab und liefern so einen zweiten Ring um die am animalen Pol gelegene Gruppe von kleinen Zellen, welche sich ihrerseits durch vertikale Ebenen gleichzeitig zu teilen beginnen. Wir erhalten so beim Fortschreiten der Furchung (Fig. 80 B u. C) eine den animalen Pol einnehmende Scheibe kleiner Zellen, welche umgeben ist von einem Kranz großer, an Zahl ebenfalls sich vermehrender Dottersegmente, die durch sehr regelmäßig angeordnete Meridionalfurchen nach oben voneinander getrennt sind, nach dem vegetativen Pol aber noch vielfach durch ungeteilte Dottermasse zusammenhängen. Die Zerlegung der letzteren in größere Stücke wird erst beendet zu einer Zeit, in welcher der kleinere animale Bezirk des Eies schon aus sehr vielen und kleinen Zellen besteht.

IIa. Die partielle, diskoidale Furchung.

Für die Darstellung der diskoidalen Furchung diene uns das Hühnerei als klassisches Beispiel. An ihm läuft der gesamte Furchungsprozeß noch innerhalb der Eileiter in dem Zeitraum ab, in welchem der Dotter mit einer Eiweißhülle und einer Kalkschale umgeben wird; er führt einzig und allein zu einer Zerklüftung der aus Bildungsdotter bestehenden Keimscheibe, während der größte Teil des Eies, welcher den Nahrungsdotter enthält, ungeteilt bleibt und später in ein Anhängsel des Embryos, den sogenannten Dottersack, eingeschlossen und allmählich als Nahrungsmaterial aufgebraucht wird. Wie beim Froschei die pigmentierte, animale Hälfte, so schwimmt auch beim Hühnerei, man mag es wenden, wie man will, die Keimscheibe oben auf, da sie der leichtere Teil ist. Wie beim Froschei die zwei ersten Teilungsebenen vertikale sind und am animalen Pole beginnen, so treten auch beim Hühnerei (Fig. 81) in der Mitte der Scheibe eine erste und eine zweite meridionale Furche auf, welche sich unter rechtem Winkel schneiden, und dringen von oben her in vertikaler Richtung in die Tiefe. Während aber beim Froschei die erste Teilungsebene bis zum entgegengesetzten Pol durchschneidet, teilt sie beim Hühnerei nur die Keimscheibe in zwei gleiche Segmente, welche mit breiter Basis der ungeteilten Dottermasse aufsitzen und dadurch noch untereinander in Substanzverbindung stehen, in ähnlicher Weise wie beim Ei von Amia (Fig. 80) am Beginn des Furchungsprozesses. Auch in der dritten und vierten Furchungsphase tritt eine Übereinstimmung in der Richtung der Furchen mit den bei

Amia beschriebenen Verhältnissen hervor. Denn anstatt der beim Froschei erscheinenden latitudinalen Furche wird zunächst jedes der vier Segmente noch einmal von einer mehr in meridionaler Richtung verlaufenden Furche (ähnlich wie in Fig. 80 A) halbiert. Die so entstandenen Teilstücke entsprechen Kreisausschnitten, die im Zentrum der Keimscheibe mit spitzen Enden zusammenstoßen und mit ihren breiten Enden nach der Peripherie gewandt sind. Von jedem der Segmente wird dann die Spitze durch eine dem Äquator der Eikugel parallel gerichtete, also latitudinale Furche abgetrennt, wodurch zentral gelegene, kleinere und größere periphere Teilstücke entstehen (Fig. 82). Indem von nun an meridionale und latitudinale Furchen gewöhnlich alternierend auftreten, zerfällt die Keimscheibe in immer zahlreichere Stücke, welche so angeordnet sind, daß die kleineren im Zentrum der Scheibe, also unmittelbar am animalen Pole, die größeren nach der Peripherie zu liegen (Fig. 83).

Fig. 81. Fig. 82.

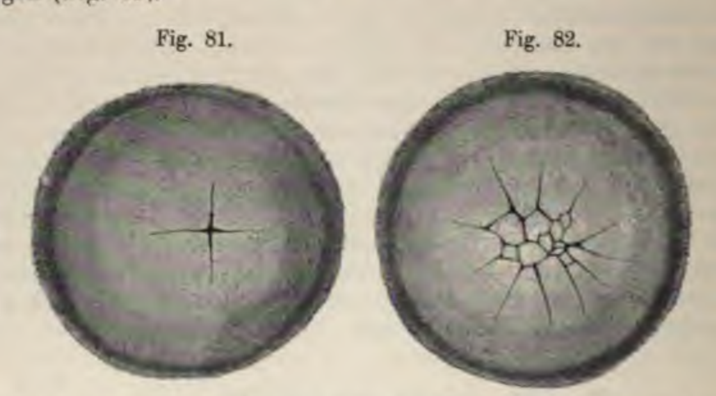


Fig. 81. **Keimscheibe eines Hühnereies aus dem Uterus mit vier Segmenten.** Nach Kölliker.

Fig. 82. **Keimscheibe eines Hühnereies aus dem Uterus mit elf Segmenten.** Nach Kölliker.

Die peripheren Teilstücke werden als Randsegmente bezeichnet; sie sind nach außen von der ungeteilten Dottermasse nicht abgegrenzt (ähnlich wie bei Amia in dem in Fig. 80 B abgebildeten Stadium). Voneinander werden sie durch frei auslaufende, meridionale Furchen getrennt. Ihre Anzahl im Umkreise der Keimscheibe nimmt mit der fortschreitenden Furchung kontinuierlich zu, indem die auf früheren Stadien großen und wenigen Randsegmente durch immer neu auftretende, meridionale Furchen fortwährend ihrer Länge nach halbiert werden (vgl. Fig. 82 u. 83). Dabei werden gleichzeitig von ihren polwärts gerichteten, spitzen Enden durch latitudinale Furchen kleine Stücke abgetrennt, durch welche der von den Randsegmenten wie von einem Strahlenkranz eingeschlossene, kleinzellige Bezirk der Keimscheibe während längerer Zeit an seinem Rande einen neuen Zuwachs erhält und sich in der Fläche weiter ausbreitet.

Bei sorgfältigem Studium der Oberflächenbilder einer in Abfurchung begriffenen Keimscheibe kann man schon frühzeitig eine genau bilaterale Anordnung der Furchungszellen feststellen (Kölliker, Duval, Kionka). Sie sind an einer Seite des Randes, wie schon an der Fig. 83 deutlich zu sehen ist, viel kleiner als anderwärts. Der klein-

zellige Bezirk entspricht nach der Angabe mehrerer Forscher dem späteren hinteren Ende des Embryos; an ihm beginnt die Gastrulaeinstülpung (DUVAL). Eine Linie, welche die Mitte des klein- und großzelligen Keimscheibenrandes miteinander verbinden würde, müßte ungefähr mit der späteren Längsachse des Embryos zusammenfallen.

Eine eingehendere Besprechung verlangt jetzt noch das Verhältnis, in welchem die bisher nur nach der Oberflächenansicht beschriebenen Furchungsstücke zu der darunterliegenden Dottermasse stehen. — Bei ihrer Entstehung hängen die ersten 16 Segmente nach innen zu mit der tieferen, ungeteilten Schicht der Keimscheibe kontinuierlich zusammen; sie sind nur seitlich durch die an der Oberfläche sichtbaren Furchen voneinander abgegrenzt. Dies ändert sich vom fünften Teilstadium an. In den kleineren, zentralen Segmenten der Scheibe stellen sich jetzt die Kerne bei ihrer Umwandlung in Spindeln in der Richtung des Eiradius ein, so daß die Teilebenen sich tangential zur Oberfläche des Eies ausbilden und zwei Teilstücke voneinander sondern müssen, von welchen das eine nach außen, das andere nach innen gelegen ist. Das erstere ist allein allseitig als Embryonalzelle isoliert, das letztere dagegen hängt wieder an seiner Basis, wie vorher das ganze Segment, mit der ungeteilten Dottermasse zusammen. Mit dem Auftreten tangentialer Teilebenen beginnt die Keimscheibe zuerst in einem kleinen Bezirk des animalen Poles, dann von hier aus in größerer Ausdehnung nach der Peripherie zu zweischichtig und später mehrschichtig zu werden.



Fig. 83. **Keimscheibe eines Hühnereies aus dem Uterus mit vielen Randsegmenten.** Nach KÖLLIKER.

Der ganze Vorgang, welcher für den Furchungsprozeß der Eier der Selachier, Reptilien und Vögel charakteristisch ist, läßt sich durch das untenstehende Schema, das nach einem von SOBOTTA gegebenen Beispiel von mir entworfen ist, recht anschaulich machen. Das Schema (Fig. 84) gibt einen Durchschnitt durch eine schon ziemlich weit abgefurchte Vogel-Keimscheibe. Links sieht man ein noch relativ großes Randsegment (*a*), welches mit der darunterliegenden Dotterschicht an seiner Basis zusammenhängt. Auf einem vorausgegangenen Stadium hat sich von dem Randsegment, welches damals noch größer war und weiter zentralwärts begann, das Segment (*b*) durch eine latitudinale Furche abgetrennt, aber dabei den Zusammenhang mit dem Dotter ebenfalls noch bewahrt. Durch meridionale und latitudinale Furchen, die miteinander abwechseln, zerfällt es weiterhin in kleinere Stücke, etwa von der Form, wie es die mehr zentralwärts gelegene und daher schon etwas ältere Zelle (*c*) zeigt. In dieser hat sich die Kernspindel in der Richtung des Eiradius eingestellt, so daß sie bald durch eine tangentiale Teilebene in eine allseitig abgegrenzte, oberflächliche und eine darunter gelegene Hälfte zerfallen wird, was in den mehr zentral gelegenen Zellreihen (*d*, *e*, *f*) schon eingetreten ist. Durch Teilebenen,

die sich in den drei Richtungen des Raumes bald meridional, bald latitudinal, bald tangential vollziehen, sind in den Bezirken *g*—*h* noch kleinere Furchungszellen entstanden, welche jetzt in vier Schichten übereinanderliegen. Dabei haben die untersten Zellen (von *d*—*g*) immer noch, wie die Randsegmente, ihren Zusammenhang mit dem Dotter bewahrt.

Den Prozeß, welcher darin besteht, daß sich bei der Teilung von Kernen, die an der unteren Fläche und am Rand der Keimscheibe liegen, Zellen allmählich vom Dotter ganz abschnüren und zur Vergrößerung der Keimscheibe an ihrem Rande und in ihrer Dicke beitragen, hat man als Nachfurchung oder verspätete Furchung bezeichnet. Sie dauert eine gewisse Zeit an, um dann früher im Zentrum der Keimscheibe, später an ihrer Peripherie aufzuhören. Wahrscheinlich hört sie dann auf, wenn der Bildungsdotter ganz in Zellen zerlegt und die Grenze des protoplasmaarmen Nahrungsdotters erreicht ist. Infolgedessen kommt es jetzt zu einer schärferen Sonderung zwischen Keimscheibe und Dottermaterial, da sich von diesem keine Zellen mehr als Zuwachs an jene hinzufügen und auch die unterste Lage von Furchungszellen allseitig abgegrenzt ist. Dabei bleiben infolge der letzten Zell-

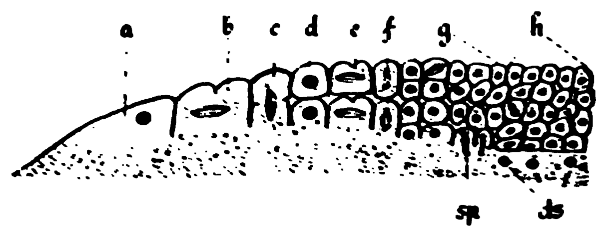


Fig. 84. **Die Abfurchung der Keimscheibe eines meroblastischen Eies in einem Schema dargestellt.** *ds* Dottersyncytium; *sp* in radialer Richtung eingestellte Spindel.

abschnürungen Kerne in größerer Anzahl an der Grenze des kontinuierlichen Dotterlagers in diesem zurück (Fig. 84 *ds*). Eingebettet in einen Hof von Protoplasma, von welchem verzweigte Ausläufer zwischen die Dotterkugeln und Dotterschollen ausstrahlen, sind sie von RÜCKERT unter dem Namen der Merocyten beschrieben worden. — Von H. VIRCHOW wird die unter dem zelligen Keim ausgebreitete, mit Kernen versehene, oberflächliche Schicht des Nahrungsdotters als Dottersyncytium bezeichnet und an ihm der zentrale Teil, weil er sich früher abgrenzt und gewöhnlich ärmer an Kernen ist, als zentrales Syncytium von einem kernreicheren, an der Peripherie der Keimscheibe ausgebreiteten Randsyncytium (Periblast, AGASSIZ und WHITMAN) unterschieden.

Die im Syncytium eingeschlossenen Kerne vermehren sich noch eine Zeitlang durch direkte Teilung; dann erleiden sie im Dotter eigentümliche Veränderungen in ihrer Struktur, erreichen oft, besonders in dem Ei der Teleostier, eine nicht unbeträchtliche Größe, werden stark gelappt und scheinen nur noch einer amitotischen Vermehrung (ZIEGLER) fähig zu sein. An der Bildung der Keimblätter, mithin auch an der Bildung des embryonalen Körpers, nehmen sie weiter keinen Anteil und haben wohl nur noch bei der Verarbeitung und Resorption des Dotters (H. VIRCHOW) eine Rolle zu spielen. In dieser Weise stellt die Schicht, in welcher die Dotterkerne liegen, das sogenannte Dotter-

syncytium, ein wichtiges Bindeglied zwischen dem gefurchten Keim und dem ungefurchten Nahrungsdotter her.

Zur Ergänzung des in Fig. 84 gegebenen Schemas mögen noch die zwei Querschnitte 1. durch die Keimscheibe eines Hühnereies (Fig. 85) und 2. durch die Keimscheibe eines Selachiereies (Fig. 86) dienen, von welchen namentlich die erstere schon auf einem etwas vorgerückten Stadium des Furchungsprozesses steht.

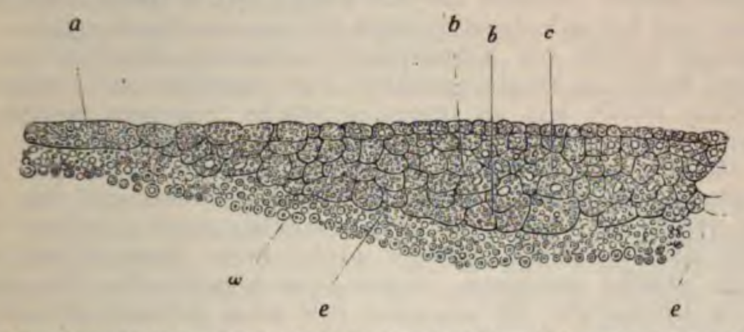


Fig. 85. **Querschnitt durch die Keimscheibe des Hühnereies während der späteren Furchungsstadien.** Nach BALFOUR. Der Schnitt, welcher etwas mehr als die halbe Breite der Keimhaut wiedergibt (die Mittellinie ist bei *c*), zeigt, daß die Segmente der Oberfläche und des Zentrums kleiner sind als die unteren und peripheren. Am Rande sind sie noch sehr groß. Eines derselben ist mit *a* bezeichnet. *a* große periphere Zelle, *b* größere Zellen der unteren Lage, *c* Mittellinie der Keimhaut, *e* Grenze der Keimhaut gegen den weißen Dotter *w*.

Die oben eingehender beschriebene Nachfurchung und das sich später im Anschluß an sie ausbildende Dottersyncytium (Periblast, Merocyten) sind Erscheinungen, die in den meroblastischen Eiern durch die übermächtige Ausbildung des Dottermaterials hervorgerufen sind.



Fig. 86. **Querschnitt durch die Keimscheibe eines Pristiurus-Embryos während der Furchung.** Nach BALFOUR. *n* Kerne, *nx* umgestaltete Kerne vor der Teilung; *nx'* umgestaltete Kerne im Dotter, *f* Furchen, welche in dem an die Keimscheibe anstoßenden Dotter auftreten.

Wenn wir am Schluß des Abschnittes einen Vergleich zwischen der partiellen und der inäqualen Furchung anstellen, zu deren Beschreibung wir uns der Eier des Huhnes und des Frosches bedient haben, so ist es nicht schwer, die erstere von der letzteren abzuleiten und eine Ursache für ihre Entstehung aufzufinden. Die Ursache ist

dieselbe, welche auch die Entstehung der inäqualen aus der äqualen Furchung veranlaßt hat; es ist die stärkere Ansammlung von Nahrungsdotter, die hiermit Hand in Hand gehende Ungleichmäßigkeit in der Verteilung der Eisubstanzen und die Veränderung in der Lage des Furchungskerns. Der beim Froschei noch in einem Übergangsstadium befindliche Differenzierungsprozeß ist beim Hühnerei (Fig. 19) zu Ende geführt. Die schon dort am animalen Pol reichlicher angesammelte, protoplasmatische Substanz hat sich hier in noch höherem Grade konzentriert und hat sich damit zugleich als eine den Furchungskern einschließende Scheibe von Nahrungsdotter abgesetzt. Dieser ist in ungeheurer Menge am entgegengesetzten Pole angehäuft und infolge der Sonderung relativ arm an protoplasmatischer Substanz, welche die Lücken zwischen den großen Dotterkugeln nur spärlich ausfüllt.

Da nun beim Teilungsprozeß die Bewegungserscheinungen vom Protoplasma und vom Kern ausgehen, das Dottermaterial sich aber passiv verhält, so kann bei den meroblastischen Eiern die aktive Substanz die passive nicht mehr bewältigen und mit in Stücke zerlegen. Schon beim Froschei (Fig. 78) macht sich ein Übergewicht des animalen Pols beim Furchungsprozeß bemerkbar: in seinem Bereich liegt der Kern, treten die Strahlenfiguren im Protoplasma auf, fängt die erste und zweite Teilungsebene sich zu bilden an, während sie am vegetativen Pole zuletzt durchschneidet; ferner laufen dort während der späteren Stadien die Teilungsprozesse rascher ab, so daß ein Gegensatz zwischen kleineren, animalen und größeren vegetativen Zellen entsteht (Fig. 79). Bedeutend gesteigert ist dieser Gegensatz schon beim Ei von Amia calva (Fig. 80), welches ein vermittelndes Glied zwischen dem Furchungsprozeß der Amphibieneier und der meroblastischen Eier darstellt. Bei diesen hat, wie beim Hühnerei, das Übergewicht des animalen Poles das Extrem erreicht; die Sonderung in zwei Substanzen, die an dem Entwicklungsprozeß in sehr ungleichem Maße beteiligt sind, in Bildungsdotter und Nahrungsdotter, ist auf das schärfste durchgeführt. Die Teilungsfurchen beginnen nicht nur am animalen Pol, sondern bleiben auch auf seine Umgebung beschränkt (Fig. 81—83). Auf der einen Seite erhalten wir so eine Scheibe aus kleinen animalen Zellen, auf der anderen Seite eine mächtige ungeteilte Dottermasse, welche den größeren vegetativen Zellen des Froscheies entspricht. Die in der Peripherie und unter der Keimscheibe zerstreuten Dotterkerne (Fig. 84 *ds*, 86 *nx'*, *nx'*) sind den Kernen der vegetativen Zellen des Froscheies gleichwertig.

Eine höchst interessante Komplikation des partiellen Furchungsprozesses meroblastischer Eier haben Rückert und Oppel, der eine bei Selachiern, der andere bei Reptilien, zu beobachten Gelegenheit gehabt. Wie schon früher erwähnt wurde (S. 119), dringen hier in ein Ei mehrere Samenfäden ein, aus denen entsprechend viele Samenkerne hervorgehen. Von diesen wandert aber nur einer, wahrscheinlich der am nächsten gelegene, zum Eikern hin und verschmilzt mit ihm zum Furchungskern, der sich in dem Mittelpunkt der Keimscheibe einstellt. Hier vermehrt er sich durch aufeinanderfolgende Teilungen in zwei, vier, acht Kerne usw., wobei die Keimscheibe in einzelne Segmente durch partielle Furchung abgeteilt wird.

Die nicht zur Verschmelzung mit dem Eikern gelangten Samenkerne kommen in den unter der Keimscheibe befindlichen Dotter zu

liegen und sind hier schwer von den Kernen des Dottersyncytiums zu unterscheiden, deren Entstehung bei dem Furchungsprozeß oben eingehend beschrieben wurde. Sie vermehren sich ebenfalls ziemlich lebhaft durch Teilung, wobei sie auf dem Spindelstadium nur die Hälfte der Kernsegmente aufweisen, welche eine Zählung bei den Abkömmlingen des Furchungskerns ergibt. Später scheinen sie allmählich zu degenerieren und nach der Angabe von RÜCKERT am Aufbau der embryonalen Keimblätter nicht teilzunehmen.

Einige Modifikationen zeigt die partielle Furchung und die Ausbildung des Dottersyncytiums bei den Eiern der Teleostier. Das Nähere hierüber ist aus den Schriften von WENKEBACH, ZIEGLER, H. VIRCHOW, SOBOTTA zu ersehen.

II b. Die partielle, superficiale Furchung.

Die zweite Unterart der partiellen Furchung wird im Stamm der Arthropoden häufig beobachtet; sie tritt namentlich bei Eiern auf, bei denen eine zentral gelegene Masse von Nahrungsdotter von einer Rindenschicht von Bildungsdotter eingeschlossen ist. Mannigfache Variationen sind hier möglich, sowie sich auch Übergänge zur äqualen und inäqualen Furchung finden. Wenn der Verlauf ein recht typischer ist, so liegt der Furchungskern, von einer Protoplasmahülle umgeben, in der Mitte des Eies im Nahrungsdotter; hier teilt er sich in zwei Tochterkerne, ohne daß eine Teilung der Eizelle auf dem Fuße folgt (Fig. 87 A).



Fig. 87. **Superficiale Furchung des Insekteneies (Pieris crataegi).** Nach BOBRETZKY. A Teilung des Furchungskernes. B. Heraufrücken der Kerne zur Bildung der Keimhaut (Blastoderm). C Bildung der Keimhaut.

Die Tochterkerne teilen sich wieder in 4, diese in 8, 16, 32 Kerne und so weiter, während das Ei als Ganzes immer noch ungeteilt bleibt (Fig. 87 B). Später rücken die Kerne auseinander, wandern zum größten Teil allmählich an die Oberfläche empor und dringen in die protoplasmatische Rindenschicht ein, wo sie sich in gleichmäßigen Abständen voneinander anordnen. Jetzt erst erfolgt auch im Ei der Furchungsprozeß, indem die Rindenschicht in so viele Zellen zerfällt, als Kerne in ihr liegen, während der zentrale Dotter ungeteilt bleibt (Fig. 87 B u. C). Dieser ist daher plötzlich von einer aus kleinen Zellen gebildeten Blase oder einer Keimhaut eingeschlossen. Anstatt eines polständigen (telolecithalen) haben wir einen mittelständigen (centrolecithalen) Dotter. In diesem bleiben, wie bei den meroblastischen Eiern

der Wirbeltiere, gewöhnlich Dotterkerne, in Protoplasma eingehüllt (Merocyten), in kleiner Anzahl zurück.

b) Die an den Furchungsprozeß sich anschließenden Embryonalstadien der Morula und Blastula.

Nachdem wir mit den verschiedenen Arten des Furchungsprozesses bekannt geworden sind, wird es zweckmäßig sein, noch einen Augenblick bei dem Resultat desselben zu verweilen. Je nachdem der Furchungsprozeß in der einen oder anderen der vier beschriebenen Weisen verläuft, entsteht ein Zellenhaufen mit entsprechenden charakteristischen Merkmalen. Aus der äqualen Furchung entsteht ein kugliger Keim mit annähernd gleichgroßen Zellen (Amphioxus, Säugetiere) (Fig. 77, S. 125). Aus der inäqualen, sowie aus der diskoidalen Furchung geht eine polar differenzierte Keimform hervor. Ihre polare Differenzierung gibt sich im ersten Fall (Cyclostomen, Amphibien) darin kund, daß am animalen Pol kleine Zellen, am entgegengesetzten vegetativen Pol große, dotterreiche Elemente vorgefunden werden (Fig. 79, $_{64}$, S. 129). Im anderen Falle (Fig. 86, S. 135) ist der vegetative Pol durch eine ungeteilte Dottermasse eingenommen, in der an bestimmten Bezirken Kerne liegen (Fische, Reptilien und Vögel). Aus der superficialen Furchung endlich entwickelt sich ein Keim mit einem Zellenmantel, der eine ungeteilte, ebenfalls mit einigen Kernen versehene Dottermasse umschließt (Arthropoden) (Fig. 87 C).

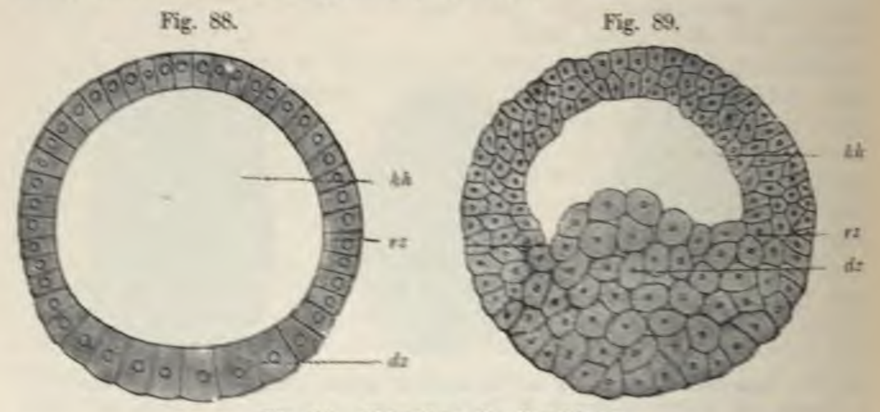


Fig. 88. **Keimblase des Amphioxus.**
Fig. 89. **Keimblase von Triton taeniatus.** *kh* Keimblasenhöhle, *dz* dotterreiche Zellen; *rz* Randzone.

Der vielzellige Keim geht bald auf früheren, bald erst auf späteren Stadien des Furchungsprozesses weitere Veränderungen dadurch ein, daß sich in seiner Mitte durch Auseinanderweichen der Embryonalzellen eine kleine, mit Flüssigkeit erfüllte Furchungshöhle entwickelt. Anfangs eng, weitet sie sich mehr und mehr aus, wodurch die Oberfläche der ganzen Keimform vergrößert wird.

Man hat die solide und die ausgehöhlte Form des Zellenhaufens mit verschiedenen Namen belegt. Von einer Morula oder Maulbeerkugel spricht man, solange die Furchungshöhle noch nicht oder nur wenig ausgebildet ist und solange die Furchungszellen noch größer sind, weniger fest aneinanderschließen und an der Oberfläche als kleine Höcker,

vie die Körner einer Maulbeere, hervortreten. Wenn sich dagegen, vie es gegen Ende des Furchungsprozesses fast stets der Fall ist, ein rößerer Hohlraum entwickelt hat, wenn ferner dabei die Zellen kleiner eworden sind, fest zusammenschließen und nach außen mit glatter)berfläche abschneiden, nennt man den Keim Blastula oder Keim-)lase. Die Blastula zeigt auch wieder, je nach dem Dotterreichtum les ursprünglichen Eies und nach der Art des vorausgegangenen Furchungs-)rozesses, eine vielfach verschiedene Gestaltung.

Im einfachsten Fall (Fig. 88) ist die Wand der Blase nur eine Zellenlage stark; die Zellen sind gleichgroß und zylindrisch und schließen licht zu einem Epithel aneinander (viele niedere Tiere, Amphioxus). Bei niederen wasserbewohnenden Tieren verlassen auf diesem Stadium lie Keimblasen die Eihüllen und schwimmen, indem die Zylinderzellen Flimmern auf ihrer Oberfläche entwickeln, in rotierender Bewegung als Flimmerkugeln oder Blastosphären im Wasser herum.

Bei inäqual sich furchenden Eiern wird gewöhnlich die Keimblase von mehreren Zellschichten gebildet, wie beim Frosch und Triton; sie zeigt dabei an einzelnen Stellen eine verschiedene Dicke (Fig. 89). Am nimalen Pole ist die Wandung dünn, am vegetativen dagegen so stark erdickt, daß von hier ein Höcker, der aus großen Dotterzellen zusammen-esetzt ist, in die Furchungshöhle weit vorspringt und sie nicht un-rheblich einengt.

Am meisten sind die Eier mit partieller, diskoidaler Furchung nodifiziert, so daß man bei ihnen von einer Keimblase im strengen inne des Wortes kaum den kann, da das Ei iner Hauptmasse nach us ungeteiltem Nahrungs-otter nach wie vor be-eht. Infolgedessen ist uch in dem in Zellen zer-gten Bezirk (Fig. 90) die urchungshöhle (*B*) außer-rdentlich eingeengt und ur noch als ein schmaler, iit eiweißhaltiger Flüssig-eit erfüllter Spalt er-alten.

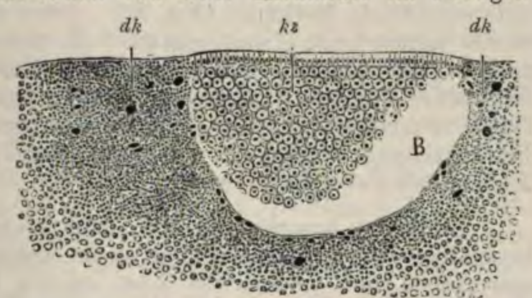


Fig. 90. **Medianschnitt durch eine Keimblase von Pristiurus.** Nach RÜCKERT. *B* Keimblasenhöhle, *dk* Dotterkerne; *kz* Keimzellen.

Bei der superficialen Furchung kommt es, streng genommen, nicht ur Entwicklung einer Keimblase, da die Stelle, wo sich die Furchungs-öhle entwickeln sollte, von dem Nahrungsdotter ausgefüllt wird (Fig. 87 C).)ieser bleibt entweder ungeteilt oder zerfällt noch nachträglich, wie ei den Insekten, in einzelne Dotterzellen.

c) Experimente und Theorien über die Bedeutung der erstgebildeten Furchungszellen und einzelner Abschnitte des Eies für die Organbildung des Embryos.

Schon mehreren Beobachtern ist es aufgefallen, daß die ersten Teilebenen, durch welche das Ei in zwei, vier und acht Zellen zerfällt, bei einzelnen Tierarten mehr oder minder genau mit den drei Hauptebenen übereinstimmen, welche man durch den Körper der bilateral-symmetrischen Tiere hindurchlegt. In manchen Fällen stimmt die

erste, in anderen Fällen wieder die zweite Teilebene mit der Medianebene des werdenden Embryos annähernd überein. Solche Beobachtungen sind von GÖTTE am Ei von Nematoden, von VAN BENEDEN und JULIN am Ascidienei, von PFLÜGER, ROUX und OSCAR SCHULTZE am Ei von Rana esculenta, von EBNER, JOHNSON und mir an Eiern von Triton gemacht worden. Bei manchen Tierarten ist es sogar möglich, noch vor der ersten Teilung dem Ei anzusehen, wie später der Embryo in ihm orientiert sein wird. So wird die Längsachse von ovalen oder längsgestreckten Eiern auch stets zur Längsachse des Embryos, und zuweilen läßt sich bei ihnen aus geringen Unterschieden in der Substanzverteilung, in der Pigmentierung und aus anderen Merkmalen bestimmen, an welche Enden der Längsachse Kopf und Schwanz zu liegen kommen werden, und ferner, welche Flächen des Eies lich zur embryonalen Rücken- und Bauchfläche gestalten werden.

Für das Hühnerei kann man sogar, ohne die Kalkschale zu öffnen, nach einer von KUPFFER, KOLLER, GERLACH und DUVAL aufgestellten Regel, mit großer Wahrscheinlichkeit angeben, was für eine Lage, der sich entwickelnde Embryo einnehmen wird. Wenn man ein Ei so vor sich hinlegt, daß der stumpfe Pol nach links, der spitze nach rechts sieht, so zerlegt eine die beiden Eipole verbindende Linie die Keimscheibe in eine dem Beobachter zugekehrte Hälfte, welche zum hinteren Ende des Embryos wird, und in eine vordere, zum Kopfende sich entwickelnde Hälfte.

Schon während des Furchungsprozesses zeigen beide Hälften unterscheidende Merkmale (Fig. 83). Denn vorn verläuft die Furchung an der Keimscheibe etwas langsamer als hinten. Dort findet man daher größere, hier kleinere und zahlreichere Embryonalzellen (OELLACHER, KÖLLIKER, DUVAL). (Vergleiche hierüber auch das auf S. 132 Gesagte.) Durch derartige und andere Wahrnehmungen und an sie angeknüpfte Betrachtungen ist HIS zu seinem „Prinzip der organbildenden Keimbezirke“ geführt worden.

Nach der Ansicht von HIS „muß einesteils jeder Punkt im Embryonalbezirke der Keimscheibe einem späteren Organ oder Organteil entsprechen, und anderenteils jedes aus der Keimscheibe hervorgehende Organ in irgendeinem, räumlich bestimmbaren Bezirk der flachen Scheibe seine vorgebildete Anlage haben. Wenn wir die Anlage eines Teiles in einer bestimmten Periode entstehen lassen, so ist dies genauer zu präzisieren: Das Material zur Anlage ist schon in der ebenen Keimscheibe vorhanden, aber morphologisch nicht abgegliedert und als solches nicht ohne weiteres erkennbar. Auf dem Wege rückläufiger Verfolgung werden wir dahin kommen, auch in der Periode unvollkommener oder mangelnder morphologischer Gliederung den Ort jeder Anlage räumlich zu bestimmen, ja wenn wir konsequent sein wollen, haben wir diese Bestimmung auch auf das eben befruchtete, und selbst auf das unbefruchtete Ei auszudehnen. Das Prinzip, wonach die Keimscheibe die Organanlagen in flacher Ausbreitung vorgebildet enthält, und umgekehrt, ein jeder Keimscheibenpunkt in einem späteren Organ sich wiederfindet, nenne ich das Prinzip der organbildenden Keimbezirke“.

Als Substanzanlage bezeichnet HIS denjenigen Bezirk der Keimscheibe, der schließlich das Material zur Bildung eines Organs hergibt.

Gegen das Prinzip der organbildenden Keimbezirke und gegen die Annahme besonderer Substanzanlagen in der Eizelle habe ich mich

bei verschiedenen Gelegenheiten ausgesprochen. Nach meiner Ansicht lassen sich die eben hervorgehobenen Erscheinungen in anderer Weise befriedigend erklären.

Nach der auf S. 63—68 gegebenen Darstellung setzt sich die reife Eizelle, besonders wenn sie eine beträchtliche Größe erreicht, aus verschiedenartigen Substanzen von ungleichem spezifischem Gewicht und von sehr verschiedenem Wert für die Lebensprozesse, aus Protoplasma und aus Dottereinschlüssen, zusammen. Schon während ihres Wachstums im Eierstock, hauptsächlich aber während der letzten Stadien der Reife und der Befruchtung werden die verschiedenen Substanzen ihrer Schwere nach im Eiraum ungleich verteilt. Die Eizellen erhalten dadurch eine für die einzelnen Tierklassen eigentümliche Organisation, so unter anderem die früher besprochene polare Differenzierung. Da infolge der Polarität der Schwerpunkt exzentrisch zu liegen kommt, müssen die Eier, sofern nicht andere Momente der Schwerkraft entgegenwirken, eine feste Ruhelage im Raume einzunehmen suchen, derart, daß sie ihre aus leichterer Substanz bestehende Fläche (die animale Polseite) nach oben, die entgegengesetzte, schwerere (vegetative) nach unten richten.

Außer dieser polaren Differenzierung bildet sich bei manchen Eizellen zugleich noch eine bilateral-symmetrische Organisation aus, indem die Substanzen von ungleicher Schwere und verschiedenem physiologischem Wert sich zu beiden Seiten einer Symmetrieebene gleichmäßig verteilen. Da die Symmetrieebene sich stets der Schwere nach senkrecht einstellen wird, kommt ihr auch noch die Bedeutung einer Gleichgewichtsebene zu.

Die in der Form des Eies und in der Differenzierung seines Inhalts gegebenen Verhältnisse üben nun auf eine ganze Reihe von Entwicklungsprozessen, am meisten aber auf die ersten Stadien, einen sehr eingreifenden, gewissermaßen richtenden Einfluß aus.

Erstens bestimmen sie die mit einem hohen Grad von Gesetzmäßigkeit auftretenden Richtungen der ersten Teilebenen der Eizelle. So bildet sich z. B. in einem ovalen Ei die erste Teilebene nach Regeln, die auf S. 125 entwickelt wurden, fast ausnahmslos senkrecht und rechtwinklig zur Längsachse aus und entspricht so einer Querebene des späteren embryonalen Körpers; die zweite Teilebene aber, welche die erste wieder rechtwinklig schneiden muß, fällt mit der Medianebene annähernd zusammen. Bei einer kugeligen, aber bilateral-symmetrisch organisierten Eizelle wird bei der Teilung die Kernspindel gewöhnlich so eingestellt, daß die erste Teilebene mit der Symmetrieebene zusammenfällt.

Es läßt sich daher in der Tat bei vielen Eiern ein sehr regelmäßiges, bilateral symmetrisches Zellenmosaik beobachten. Ein besonders schönes Beispiel hierfür liefert das Ei von Clavellina, einer von van Beneden und Julin untersuchten Ascidie, wenn es sich in 16 Embryonalzellen geteilt hat (Fig. 91). Auf den ersten Blick wird man an diesem Objekt eine linke und rechte Hälfte, ein vorderes und hinteres Ende unterscheiden.

In ähnlicher Weise ist zweitens die Form der Eizelle und die verschiedenartige Differenzierung ihres Inhalts auch bestimmend für besondere Merkmale späterer Embryonalstadien: der Keimblase, der Gastrula usw. Denn während des Furchungsprozesses sind die einzigen Stoffteilchen, welche eine Zunahme und zugleich eine

Verlagerung im Eiraum erfahren, die Kernsubstanzen. Sie ändern die Lage, weil nach jeder Teilung die Tochterkerne in entgegengesetzter Richtung auseinanderrücken, als ob sie sich wie die gleichnamigen Pole zweier Magnete gegenseitig abstießen. Hiervon abgesehen, wird durch die Zerlegung der großen Eizelle in immer kleinere Tochterzellen die von vornherein gegebene, räumliche Verteilung der Stoffteile von verschiedener Schwere und von verschiedenem Wert im ganzen wenig geändert. Daher sind die nach unten gelagerten Zellen auch auf späteren Entwicklungsstadien reicher an Dottermaterial, die nach oben gelegenen dagegen reicher an Protoplasma. Damit hängt gleichzeitig noch ein Unterschied in ihrer Größe zusammen, da protoplasmatische Zellen sich rascher teilen als protoplasmaärmere; infolgedessen müssen sich verschiedene Bezirke von ungleich großen und mit verschiedener Geschwindigkeit sich vermehrenden Zellen ausbilden.

Wenn nun durch die ersten Entwicklungsprozesse weder die Form des Eies noch auch durch die Zerlegung in immer zahlreichere Zellen die ursprünglich gegebene, ungleiche Verteilung ihrer verschiedenen Substanzen verändert wird, so muß das ungefurchte Ei und die aus ihr hervorgehende Keimblase in beiden Beziehungen Übereinstimmungen aufweisen. Ein ovales Ei liefert eine ovale Keimblase, ein kugeliges, polar differenziertes und eventuell bilateralsymmetrisches Ei geht in eine Keimblase mit denselben Eigenschaften über. Ungefurchtes Ei und Keimblase müssen daher annähernd auch dieselbe Symmetrie- und Gleichgewichtsebene besitzen, da es für dieses Verhältnis gleichgültig ist, ob die durch ihre Schwere unterschiedenen Substanzen den Raum einer einzigen, großen Zelle erfüllen oder auf den Inhalt vieler Zellen verteilt sind.

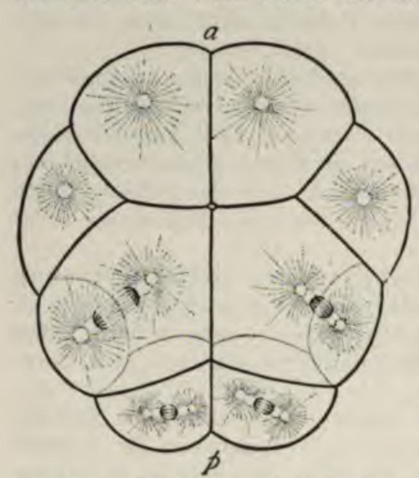


Fig. 91. **Bilaterales Stadium von 16 Zellen vom Ei von Clavellina.** Nach VAN BENEDEN und JULIN. *a* vorderes, *p* hinteres Ende.

Die Form der Keimblase und die ihr vom Ei überkommene, ungleiche Massenverteilung ihrer Substanzen muß naturgemäß auch wieder auf die nächst anschließenden Entwicklungsstadien von Einfluß sein, auf die Gastrula und auf die aus ihr sich entwickelnde Embryonalform, an welcher die ersten charakteristischen Organe des Wirbeltierembryos, Chorda und Nervenrohr, zum Vorschein kommen. Es kann daher nicht wundernehmen, wenn auch diese sich in einem gewissen Grade der ersten Organisation der Eizelle im Eiraum orientiert zeigen und wenn die Symmetrie- und Gleichgewichtsebene der ungeteilten Eizelle und der Keimblase auch zur Symmetrieebene der Gastrula und des Embryos mit den sichtbar werdenden Rückenwülsten wird. Die Anwesenheit von reichlichem Deutoplasma im Ei verändert zwar am meisten die ersten Stadien des Entwicklungsprozesses, kann aber bei vielen Wirbeltieren noch in sehr späten Embryonalperioden die Gestaltung des Embryos beeinflussen. Mit ihr hängt ja die bruchsackartige Ausstülpung des Darmkanals und der Bauchwand, der sogenannte Dottersack, bei vielen

Fischen und allen Amnioten zusammen; der Dottersack bedingt dann wieder das eigentümliche Gefäßsystem der Vasa omphalomesenterica, das sich zur Resorption der Dotterbestandteile entwickelt. Selbst die Ausbildung der Embryonalhüllen (Amnion, seröse Hülle, Allantois) steht mit dem Dottergehalt des Eies in einem gewissen ursächlichen Zusammenhang. (Man vergleiche hierzu die Kapitel XI und XII.)

In diesem Sinne bezeichnete ich in einer Abhandlung, in welcher ich auf die oben besprochenen Beziehungen aufmerksam gemacht habe, das eben befruchtete Ei gewissermaßen als eine Form, welcher sich der werdende Embryo, besonders auf dem Anfangsstadium der Entwicklung, in vielfacher Beziehung anpassen muß. Dagegen sind weder besondere Substanzanlagen für die einzelnen Organe noch organbildende Keimbezirke in der befruchteten Eizelle anzunehmen.

Übrigens läßt sich die Richtigkeit unseres Standpunktes noch auf manchen anderen Wegen erweisen. Man kann mit fein zugeschärfter Nadel die befruchtete Eizelle mancher Tiere anstechen, so daß ein Teil ihres Inhalts ausläuft; man kann bei großen Eiern (Frosch, Axolotl) auch Verschiebungen im Inhalt herbeiführen; es entwickelt sich doch für gewöhnlich ein normaler Embryo, was nicht möglich wäre, wenn das Ei in Bezirken angeordnete Substanzanlagen enthielte.

Aus alledem ergibt sich die Gültigkeit des Lehrsatzes: Das unentwickelte Ei hat keine andere Organisation als die einer Zelle; es ist daher in seiner Organisation von der Organisation des aus ihm entstehenden Tierkörpers ebenso verschieden, wie jede andere Zelle des fertigen Tieres. Die Organisation der Zelle und die Organisation des vielzelligen Tieres sind überhaupt gar keine vergleichbaren Bildungen. Die Organe eines Tieres entstehen nicht aus einzelnen Substanzanlagen einer Zelle, sondern durch gesetzmäßige Zusammenfügung und Differenzierung vieler Zellen, welche auf dem Wege der Teilung aus der Substanzmasse einer Mutterzelle hervorgegangen sind.

Dem „Prinzip der organbildenden Keimbezirke" ihrem Wesen nach verwandt ist eine zweite, von Roux aufgestellte Hypothese, welche den Namen der „Mosaiktheorie" erhalten hat. In der oben erwähnten und bereits erklärten Übereinstimmung, welche die drei ersten Furchungsebenen mancher Eier und die drei Hauptebenen des Körpers der bilateral-symmetrischen Tiere in ihrer Richtung mehr oder minder zeigen, vermutet Roux tiefere, ursächliche Beziehungen. Er formuliert sie dahin, daß die ersten Furchungen die Aufgabe hätten, sowohl die verschiedenen Bildungsmaterialien, als auch die differenzierenden und gestaltenden Kräfte für die einzelnen Körperregionen voneinander zu sondern. Die Sonderung soll vor allen Dingen durch die Kernteilung bewirkt werden, indem Roux die Hypothese annimmt, daß die Kernsubstanz die Trägerin der erblichen Eigenschaften oder des Idioplasma (Nägeli) sei. Wenn man nach der ersten oder zweiten Teilung einzelne Zellen zerstört, so können nach der Mosaiktheorie die übrigbleibenden sich nur zu einem bestimmten Stück des Embryos entwickeln, da sie nur mit Stoff und Kraft zur Erzeugung eines Teilstückes infolge qualitativ ungleicher Kernteilung ausgestattet und so von vornherein nur für eine ganz bestimmte Aufgabe im Entwicklungsplan spezifiziert sind. Bei Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln muß aus dem über-

lebenden Rest eine linke oder rechte Körperhälfte (Hemiembryo lateralis), bei Zerstörung der zwei vorderen oder der zwei hinteren Teilstücke des Vierzellenstadiums muß sich eine Schwanzhälfte oder eine Kopfhälfte entwickeln (Hemiembryo posterior und anterior). Mißbildungen, die Roux bei Zerstörung bestimmter Furchungskugeln des Froscheies erhalten hat, deutet er in diesem Sinne. So erscheint ihm denn der Entwicklungsprozeß der einzelnen Regionen und Organe des Körpers als eine Mosaikarbeit, da jede Furchungszelle sich unabhängig von der anderen vermöge besonderer, nur ihr zukommender Eigenschaften und Kräfte zu dem, was sie wird, entwickelt.

Wie Roux, hat auch Weismann in seiner bekannten Keimplasmatheorie eine qualitativ oder erb-ungleiche Kernteilung angenommen, durch welche die in der Kernsubstanz, dem „Keimplasma", enthaltenen Komplexe der zahlreichen verschiedenen Anlagen getrennt und nach einer voraus bestimmten Ordnung auf die einzelnen Zellen, wie sie nacheinander beim Furchungsprozeß entstehen, verteilt werden. Je nach der ihnen zugeteilten Anlage werden die Embryonalzellen für eine besondere Aufgabe im Entwicklungsprozeß, für die Bildung dieses oder jenes Organs, dieses oder jenes Gewebes, im voraus determiniert oder prädestiniert.

Von theoretischen Erwägungen abgesehen, sind gegen die Richtigkeit der Mosaik- und Keimplasmatheorie vor allen Dingen zwei Reihen von Experimenten geltend gemacht worden.

Erste Reihe von Experimenten.

Durch äußere Eingriffe läßt sich der Furchungsprozeß in typischer Weise und derart abändern, daß die Teilebenen ganz andere Richtungen als beim normalen Entwicklungsverlauf einschlagen. Driesch, dessen Untersuchungen von Ziegler fortgeführt und bestätigt worden sind, hat befruchtete Echinodermeneier zwischen Glasplatten allmählich zu einer immer dünner werdenden Scheibe abgeplattet und dadurch bewirkt, daß die ersten 16 Zellen nicht, wie es normal geschieht, durch vertikale und horizontale Teilebenen, die in wechselnder Folge auftreten, sondern nur durch vertikale Teilebenen voneinander getrennt werden. In der einschichtigen Zellplatte haben die Kerne der einzelnen Embryonalzellen natürlich eine ganz andere Lage, als bei ungestörter Entwicklung zueinander eingenommen. Trotzdem werden aus so behandelten Eiern normale Plutei nach Aufhebung der Pressung gezüchtet.

Noch eigenartigere Ergebnisse lassen sich durch Pressung des Froscheies (Hertwig, Born) vor Eintritt der ersten Furchung erzielen. Da hier der Inhalt polar differenziert ist, läßt sich die Pressung in verschiedener Richtung ausführen, wodurch der Furchungsverlauf in sehr verschiedener Weise abgeändert wird.

Entweder kann man durch einen Druck zwischen zwei horizontalen Platten das Froschei vom animalen nach dem vegetativen Pole, oder man kann es durch zwei vertikal gestellte Platten von der linken nach der rechten Seite zu einer dünnen Scheibe abplatten. In beiden Fällen sind natürlich die leichteren und die schwereren Substanzen in der Scheibe in sehr ungleicher Weise angeordnet und bedingen einen grundverschiedenen Verlauf der ersten Furchungsebene (Fig. 82 A, B, C). Bei der [illegible] Abplattung [illegible] nach dem unteren [illegible] zuerst zwei vertikale Furchen (A¹, B¹) auf, wie bei der normalen Teilung. Dann aber kommt es nicht zur Anlage einer horizontalen Teilebene, sondern im [illegible] bilden sich

zum dritten Male vertikal gestellte Ebenen aus. Infolgedessen liegen jetzt alle acht Zellen in *einer Ebene nebeneinander* (B^2), während sie beim gewöhnlichen Verlauf (A^2) *in zwei Ebenen übereinander* angeordnet sind, so daß sich vier Zellen um den vegetativen Pol des Eies und vier um den animalen Pol herum gruppieren. Hat man dagegen das Ei zwischen vertikal gestellten Platten zusammengepreßt, dann entsteht zuerst eine vertikale Ebene; die zweite vertikale Ebene aber, die normalerweise unter rechtem Winkel die erste schneiden sollte, bleibt aus, und anstatt dessen entsteht jetzt eine Horizontalebene, durch welche von den beiden ersten Teilstücken zwei obere kleinere Segmente abgetrennt werden (C^1). Wir erhalten also an Stelle von vier in der Horizontalebene nebeneinander gelegenen Teilstücken vier Teilstücke, von denen zwei oben, zwei unten liegen, und dementsprechend sind auch die nächstfolgenden Furchungsstadien abgeändert (A^3, B^3, C^2 u. C^3).

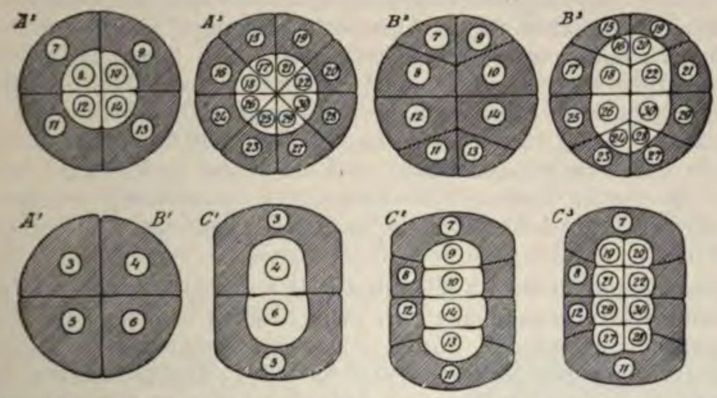
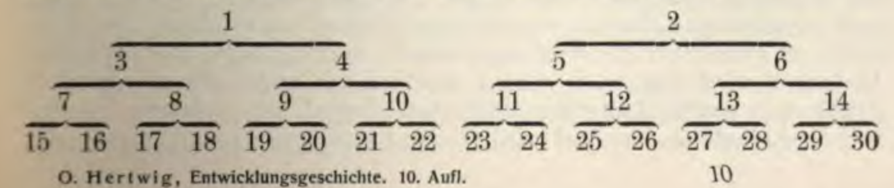


Fig. 92. **Schemata von Froscheiern,** welche zeigen, wie das Kernmaterial bei Abänderung des Furchungsprozesses verlagert wird. Die mit gleichen Zahlen benannten Kerne sind in den einzelnen Schemata immer gleicher Herkunft. Alle Eier sind vom animalen Pol aus gesehen. A normal entwickelte Eier; B zwischen horizontalen Platten gepreßte Eier; C zwischen vertikalen Platten gepreßte Eier. Nach Hertwig.

Wie leicht einzusehen ist, wird infolge dieser außergewöhnlichen Teilungsvorgänge das Kernmaterial mit ganz verschiedenen Raumteilen von Dottersubstanz in Verbindung gebracht. Der Experimentator kann, wie Driesch sich ausgedrückt hat, die vom befruchteten Kern der ungeteilten Eizelle abstammenden Tochterkerne wie einen Haufen Kugeln im Eiraum in sehr verschiedener Weise durcheinanderwürfeln.

Um dies Verhältnis dem Leser recht klar zu machen, haben in den drei Schemata (Fig. 92 A, B, C) die einzelnen Kerne Ziffern erhalten, welche anzeigen sollen, in welcher Reihenfolge sie von den Kernen der beiden ersten Furchungszellen (1 u. 2) abstammen. Die Reihenfolge wird durch folgende zwei Stammbäume ausgedrückt:



In den drei Schemata sind also die Kerne mit gleichen Zahlen immer von gleicher Abstammung; sehen wir nun, wie sie beim regelrechten Verlauf und bei den zwei experimentell erzeugten Arten des Furchungsprozesses im Eiraum verteilt werden.

Beim zweiten Teilungszyklus tritt der erste handgreifliche Unterschied auf: bei A^1 und B^1 liegen die Kerne 3 und 5 nach links, 4 und 6 nach rechts von der zweiten Teilungsebene, welche nach Roux's Hypothese der Medianebene des späteren Embryos entspricht; bei C^1 dagegen sind sie in zwei Schichten übereinandergelagert, 4 und 6 dorsal, 3 und 5 ventral.

Im dritten Zyklus ist in keinem Falle mehr eine Übereinstimmung in der Lage der Kerne vorhanden. Im Schema A^2 und B^2 sind zwar die Kerne noch in gleicher Weise nach links und rechts von der Medianebene verteilt, aber dort liegen sie in doppelter Schicht über-, hier in einfacher Schicht hintereinander. Die Kerne 8, 10, 12, 14, welche in A^2 der oberen Lage angehören, nehmen in B^2 die Mitte der einschichtigen Scheibe ein und haben die in A^2 ventral gelegenen Kerne 7 und 9, 11 und 13 nach entgegengesetzten Enden, nach den Kanten der Scheibe, auseinandergedrängt. Im Schema C^2 endlich ist auf dem dritten Teilungsstadium immer noch keine mediane Teilungsebene entstanden; es liegen die Kerne 9, 10, 14, 13, die in A^2 und B^2 der rechten Körperseite angehören, in der dorsalen Zellschicht und die Kerne 7, 8, 12, 11 ventralwärts. Im vierten Teilungszyklus ist das Kernmaterial, wie eine Vergleichung der Figuren A^3—C^3 lehrt, im Eiraum noch mehr durcheinander gewürfelt.

Trotzdem entstehen in allen drei Fällen normale Froschembryonen. Das würde selbstverständlicherweise nicht möglich sein, wenn die Mosaiktheorie Recht hätte, daß durch den Furchungsprozeß die einzelnen Furchungszellen mit qualitativ verschiedenen Kernsubstanzen ausgerüstet und dadurch zu bestimmten Aufgaben schon im voraus bestimmt (spezifiziert) würden. Die absonderlichsten Mißbildungen müßten dann ja aus dem „durcheinander gewürfelten Kernmaterial" hervorgehen. Durch die Experimente wird vielmehr klar bewiesen, daß in den erstgebildeten Furchungszellen ein Kern dem anderen in seinen Eigenschaften gleicht, daß daher alle Kerne durch qualitativ gleiche oder „erbgleiche Teilung" vom ersten Furchungskern abstammen.

Im übrigen sei auch noch hervorgehoben, daß die hier mitgeteilten, durch Pressung hervorgerufenen Abänderungen des Furchungsprozesses eine experimentelle Bestätigung der Regeln liefern, welche auf S. 126 und 141 über die Richtung der Teilungsebenen aufgestellt wurden, wie der denkende Leser sich selber leicht klarmachen wird.

Eine zweite Reihe von Experimenten hat zum Zweck, auf den ersten Teilstadien einzelne Zellen aus der weiteren Entwicklung auszuschalten und durch Studium des weiteren Verlaufs festzustellen, ob hierdurch Ausfallserscheinungen, und was für welche, hervorgerufen werden. Nach einem Verfahren geschieht dies dadurch, daß die einzelnen Teilstücke der ersten Furchungsstadien entweder ganz oder wenigstens teilweise voneinander isoliert und infolge des Eingriffes zu getrennter Entwicklung gebracht werden. Nach einem zweiten Verfahren wird eine oder werden mehrere der ersten Furchungszellen gewöhnlich durch Anstechen abgetötet; darauf wird untersucht, was aus dem überlebenden Rest wird.

Bei den zahlreichen Experimenten, die in den letzten zwei Jahrzehnten angestellt worden sind, hat sich ergeben, daß die Eier verschiedener Tiere je nach ihrem schon früher besprochenen protoplasmatischen Bau Ergebnisse liefern, die sich zum Teil in auffallender Weise zu widersprechen scheinen und daher auch zur Grundlage entgegengesetzter Theorien und vieljähriger Kontroversen gemacht worden sind. Mit Rücksicht auf diesen ungleichen Ausfall der Experimente hat man die Eier in zwei Gruppen eingeteilt, die allerdings durch Übergänge miteinander verbunden sind, 1. in die Gruppe der Regulationseier und 2. in die Gruppe der Mosaikeier.

1. Die Regulationseier.

Zu ihnen gehören im allgemeinen kleinere, protoplasmatische Eier, die sich äqual, zum Teil auch inäqual teilen. Ihre Teilstücke nehmen, wenn man sie voneinander trennt, leicht wieder die ursprüngliche Ausgangsform an, nur in entsprechend verkleinertem Maßstabe, je nachdem es sich um ein Teilstück des ersten, zweiten oder dritten Furchungsstadiums handelt. Für unsere Zwecke sind die Regulationseier die wichtigsten und lehrreichsten Objekte, besonders die Eier von Seeigeln und von Amphioxus, mit denen DRIESCH und WILSON experimentiert haben. Mittels der „Schüttelmethode“, die ich zuerst für andere Zwecke angewendet habe, kann der Experimentator sowohl auf dem Stadium der Zweiteilung, als auch der Vier- oder Achtteilung die Furchungskugeln voneinander isolieren; und siehe da, jedes Teilstück entwickelt sich in derselben Weise weiter, wie das ganze Ei sich entwickelt

Fig. 93. Fig. 94.



Fig. 93. **Normale und Teilgastrulae von Amphioxus.** Nach WILSON. A aus dem ganzen Ei, B aus einer einzigen, künstlich isolierten Zelle des zweigeteilten, C des viergeteilten, D des achtgeteilten Eies gezüchtete Gastrula.

Fig. 94. **Ein Ei von Triton cristatus,** bei welchem auf dem Stadium der Zweiteilung die zwei Zellen durch Umschnürung mit einem Seidenfaden getrennt wurden und sich infolgedessen zu zwei selbständigen Larven entwickelten. Kurze Zeit vor dem Ausschlüpfen der zwei aus einem Ei entstandenen Larven. Nach HERLITZKA.

haben würde. Nach Ablauf des Furchungsprozesses entsteht eine Keimblase, aus dieser eine Gastrula und aus dieser gehen wieder die folgenden Embryonalformen hervor, die, abgesehen von ihrer geringeren Größe, vollkommen den einzelnen Entwicklungsstadien des ganzen Eies gleichen. So zeigt uns Fig. 93 vier nur durch ihre Größe unterschiedene Gastrulae von Amphioxus. Von ihnen hat Gastrula A aus einem ganzen Ei, B aus einer durch Schütteln getrennten Hälfte des Zweizellenstadiums, C aus einem Viertelstück und D sogar aus einem Achtelstück des ganzen Eies ihren Ursprung genommen.

Zuweilen kommt es auch vor, daß durch Schütteln die Teilstücke nicht vollkommen voneinander isoliert werden. Aus solchen Eiern gehen dann Doppel- und Mehrfachmißbildungen, d. h. zwei oder drei Em-

bryonen hervor, welche an dieser oder jener Stelle ihrer Körper bald in größerer, bald in geringerer Ausdehnung wie die bekannten siamesischen Zwillinge zusammenhängen.

Selbst bei höher organisierten Wirbeltieren kann man es durch experimentelle Eingriffe erreichen, daß sich aus einem Ei zwei vollkommen ausgebildete und selbständige, nur etwas kleinere Larven entwickeln. So haben HERLITZKA und einige Zeit später SPEMANN in weiterer Verfolgung eines schon von mir zu gleichem Zwecke angewandten Verfahrens zweigeteilte Eier von Triton in der Teilungsebene mit einem Kokonfaden durchgeschnürt und in einer Reihe von Fällen die beiden ersten Furchungskugeln vollständig voneinander isoliert. Eine jede Zelle innerhalb der gemeinsamen Gallerthülle entwickelt sich, wie Fig. 94 uns vor Augen führt, zu einer ganzen Larve von halber Größe.

Ähnliche Resultate haben, zum Teil auf einem abweichenden Wege, OSKAR SCHULTZE und WETZEL an zweigeteilten Froscheiern, DRIESCH und CRAMPTON an Eiern von Ascidien und RAF. ZOJA und MAAS an Eiern von Medusen und Sagitten erhalten.

Aus derartigen Experimenten läßt sich die für die tierische Formbildung sehr wichtige Schlußfolgerung ziehen: Bei vielen, selbst höchstentwickelten Tieren (Vertebraten) besitzen, wie sicher festgestellt ist, die ersten aus dem Ei durch Teilung entstandenen Zellen nicht nur die Fähigkeit, sich zu einem Teile des Embryos umzuwandeln, wie es bei dem normalen Verlauf der Entwicklung geschieht, sondern jede trägt gleichzeitig auch noch die Anlage zum Ganzen in sich. Ob sich eine Furchungszelle nur zu einem Teil eines Embryos oder für sich allein zu einem ganzen Embryo oder zu einem Stück einer Mehrfachbildung entwickelt, hängt lediglich von gewissen äußeren Bedingungen ab, nämlich lediglich davon, ob sich eine Furchungszelle unter dem Einfluß von anderen Furchungszellen befindet, mit denen sie zu einem zusammengesetzten Ganzen vereint ist, oder ob sich die Furchungszelle, vom Ganzen abgelöst, für sich allein entwickelt.

2. Die Mosaikeier.

In der zweiten Gruppe handelt es sich um Eier, bei denen man häufig schon vor der Befruchtung eine Reihe verschiedener und in ungleicher Weise im Eiraum verteilter Substanzen beobachten kann, pigmentierte oder unpigmentierte Bezirke, Bezirke mit homogener, fein- und grobkörniger Beschaffenheit des Protoplasma, überhaupt Bezirke von verschiedenartigem Nahrungsdotter. Wie sich leicht feststellen läßt, üben diese Verhältnisse einen oft sehr deutlich hervortretenden Einfluß auf den Verlauf des Furchungsprozesses aus und verleihen ihm ein für die betreffende Tierart eigentümliches Gepräge; die Mosaikeier werden daher auch als Eier mit determinativer Entwicklung bezeichnet. Ferner werden die zuerst entstandenen Embryonalzellen nicht nur ungleich groß, sondern auch stofflich voneinander verschieden und lassen sich bei ausdauernder Beobachtung als Grundlage für dieses oder jenes später entstehende Organ erkennen. Ein Zusammenhang zwischen bestimmten Embryonalzellen allerfrühester Furchungsstadien und einzelnen embryonalen Organen ist besonders leicht

in den Fällen nachweisbar, in denen, wie es bei vielen Mosaikeiern geschieht, die Embryonalentwicklung in ihren ersten Stufen sehr rasch durchlaufen wird. Häufig schlüpfen schon wenige Stunden nach der Befruchtung charakteristische Larven (Trochophora, Pilidium usw.) aus der Eihülle aus und führen, obwohl sie erst aus einer kleinen Zahl von Zellen bestehen, ein selbständiges Leben. Die Embryonalzellen beginnen daher teilweise schon sehr früh differenziert zu werden.

Zur zweiten Gruppe gehören die Eier von Vertretern aus verschiedenen Tierstämmen und Tierklassen. Als solche sind besonders zu nennen die Ctenophoren unter den Cölenteraten, die Nematoden, die meisten Mollusken und Anneliden, einige Ascidien usw. Bei ihnen lassen sich nicht, wie bei den Mosaikeiern Ganzbildungen, sondern nur Larven mit bestimmten Defekten züchten, wenn man auf den ersten Furchungsstadien des Eies entweder die einzelnen Zellen, was aber gewöhnlich nicht ausführbar ist, voneinander trennt, oder eine, zwei oder mehr Zellen durch Abtöten aus dem weiteren Entwicklungsprozeß ausschaltet.

Als Beispiel für die Gruppe von Mosaikeiern wähle ich das Ei der Mollusken, welches besonders von CRAMPTON und WILSON zum Gegenstand erfolgreicher Experimente gemacht worden ist. Am Dentalium-Ei, dem Objekt von WILSON, kann man schon vor Beginn des Teilungsprozesses drei deutlich ausgeprägte Zonen unterscheiden (Fig. 95):

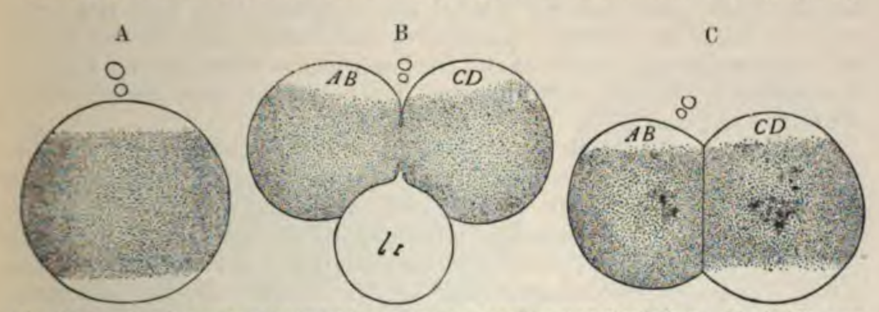


Fig. 95 A—C. **Die ersten Entwicklungsstadien des Eies von Dentalium.** Nach WILSON. Fig. A. Ei 1 Stunde nach der Befruchtung mit zwei Polzellen und dem oberen und unteren hellen scheibenförmigen Hof in seitlicher Ansicht. Fig. B. Ei während der ersten Teilung in die Zellen *AB* und *CD* und auf dem Stadium der Kleeblattfigur. Der Pollappen *ll* bleibt bei der Durchschnürung mit der Zelle *CD* verbunden. Fig. C. Beendete Zweiteilung. Die Substanz des Pollappens hat sich wieder als helle Scheibe auf der unteren Fläche von Zelle *CD* ausgebreitet.

einen oberen, unter den Polzellen gelegenen, hellen, scheibenförmigen Hof und einen entsprechenden unteren Hof, die beide durch eine breite, pigmentierte Ringzone voneinander getrennt sind. Bei der Vorbereitung zu der ersten Teilung nimmt das Ei, wie bei den meisten Mollusken, die bekannte Kleeblattform an dadurch, daß sich die helle Substanz des unteren Hofes als Hügel vorgewölbt und den sogenannten Dotter oder Pollappen (polar lobe) bildet (Fig. 95 B). Während der Zweiteilung erhält eine der beiden Teilhälften allein den ganzen Pollappen, welcher in dem Ruhestadium seine Vorwölbung verliert, indem sich die helle Substanz wieder als Scheibe an der unteren Fläche der Embryonalzelle *CD* (Fig. 95 C) ausbreitet. Derselbe Teilungsmodus wiederholt sich in entsprechender Weise beim zweiten und dritten Teilstadium. Jedesmal bildet die Embryonalzelle, welche die helle Substanz des unteren

scheibenförmigen Hofes der Fig. 95 zugeteilt erhalten hat, einen Pollappen aus, der dann nur auf eine der beiden Teilhälften übergeht. Auf dem vierten Stadium endlich wird der Pollappen durch die Teilung als eine besondere Zelle abgetrennt; sie wird wegen ihrer Beziehung zur Entwicklung späterer Organe als Somatoblast bezeichnet.

Auch bei den Mollusken lassen sich durch Eingriffe in der bekannten Weise die ersten Embryonalzellen voneinander trennen oder der Pollappen von der ihn besitzenden Zelle mit feinen Instrumenten abschneiden, ohne daß dadurch die Entwicklung der operierten Eier zum Stillstand gebracht wird. Mit Sicherheit konnte WILSON hierbei feststellen, daß namentlich die Entfernung des Pollappens mit Konstanz bestimmte Organverluste herbeiführt. Die Zellen teilen sich zwar weiter und bilden eine Gastrula, aus dieser entwickelt sich aber nur eine Larve, die sich von normalen Larven durch das Fehlen wichtiger Organe, wie der posttrochalen Region und des Apicalorgans, unterscheidet. WILSON schließt hieraus, daß im Pollappen eine besondere Substanz enthalten ist, „indispensable for the formation of the posttrochal region and the apical organ". Einen Hauptbeweis für diese Ansicht sucht WILSON in dem übereinstimmenden Ergebnis, zu welchem die Isolierung und getrennte Weiterzucht der Embryonalzellen auf dem Stadium sowohl der ersten als der zweiten Teilung führt. Denn während die mit dem Pollappen ausgestatteten Embryonalzellen, mögen sie die Hälfte oder nur ein Viertel des ursprünglichen Eies sein, eine normale oder fast normale Zwerglarve von halber oder viertel Größe mit Apicalorgan und posttrochaler Region liefern, werden aus den anderen Embryonalzellen nur verstümmelte Trochophorae ohne diese beiden wichtigen Organe.

WILSON erblickt in dem Ergebnis seiner Experimente einen Beweis für die von SACHS herrührende Hypothese der organbildenden Stoffe, und da dieselben im reifen Ei im Inhalt auf verschiedene Stellen verteilt, also nach bestimmten Gesetzmäßigkeiten verteilt sind, auch einen Beweis für das Prinzip „der organbildenden Keimbezirke" von HIS. Durch den Furchungsprozeß, der für die Eier der verschiedenen Tierarten charakteristische Unterschiede darbietet, läßt er die formativen Stoffe voneinander gesondert und auf bestimmte Embryonalzellen verteilt und diese hierdurch für bestimmte Aufgaben der weiteren Entwicklung determiniert werden, entsprechend der Eigenart der in ihnen eingeschlossenen spezifischen, organbildenden Stoffe. Die Entwicklung erhält daher nach dieser Vorstellung in der zweiten Gruppe der Eier das Gepräge einer Mosaikarbeit.

Die Erklärung für das abweichende Verhalten scheint mir in der Richtung zu suchen zu sein, daß sich die isolierten Zellen infolge eines starreren Baues ihres Plasma nicht den veränderten Bedingungen anpassen können, daß sie also in geringerem Maße die Fähigkeit zu regulatorischer Abänderungen besitzen. Es scheint für sie noch in erhöhtem Maße zu gelten, was über die Form der Eier und die Differenzierung ihres Inhaltes (Eistruktur) auf den Seiten 140—143 schon ausgeführt worden ist. Keineswegs scheinen mir aber die abweichenden Ergebnisse die Annahme besonderer organbildender Stoffe im Sinne der Sachsschen Hypothese und eine Lokalisierung an bestimmte Stellen im Eikörper notwendig zu machen.

Außer den schon angeführten Experimenten und Gründen lassen sich noch manche andere dagegen geltend machen. Unter ihnen seien

noch besonders die Ergebnisse hervorgehoben, welche durch Zentrifugieren der Eier vor und während der Teilung durch O. HERTWIG, MORGAN, LILLIE und andere gewonnen worden sind. So läßt sich beim polar differenzierten Froschei (vgl. S. 127) eine vollständige Vertauschung der animalen mit der vegetativen Hälfte durch geeignete Verwendung der Zentrifugalkraft erzielen. Da das Ei vor der Befruchtung der Dotterhaut dicht und fest anliegt, kann es sich im ganzen nicht drehen, wenn es mit dem animalen Pole nach außen gekehrt zentrifugiert wird. Wohl aber finden im Inneren Verlagerungen statt, durch welche das leichtere Protoplasma und namentlich der weit leichtere Eikern in die ursprünglich vegetative Eihälfte hineingetrieben werden. Bei solchen Eiern bleibt, wenn sie vom Zentrifugalapparat genommen und befruchtet werden, der ursprünglich vegetative Pol nach oben gekehrt und spielt nun bei der weiteren Entwicklung die Rolle, welche unter normalen Verhältnissen dem animalen Pol zukommt. Es beginnt also an ihm der Furchungsprozeß. Die ersten Teilebenen treten in der Mitte der unpigmentierten, jetzt nach oben gekehrten Kugeloberfläche auf und schneiden von hier nach der pigmentierten, unten liegenden Hälfte durch. Bei vollständig gelungener Umkehr des Furchungsprozesses fallen auf dem Stadium der Achtteilung (Fig. 96) die nach oben gekehrten vier Zellen sehr klein aus und sind pigmentfrei, während die abwärts gekehrten, vielmals größeren Zellen das Pigment enthalten. Und dementsprechend

Fig. 96. Fig. 97 A. Fig. 97 B.

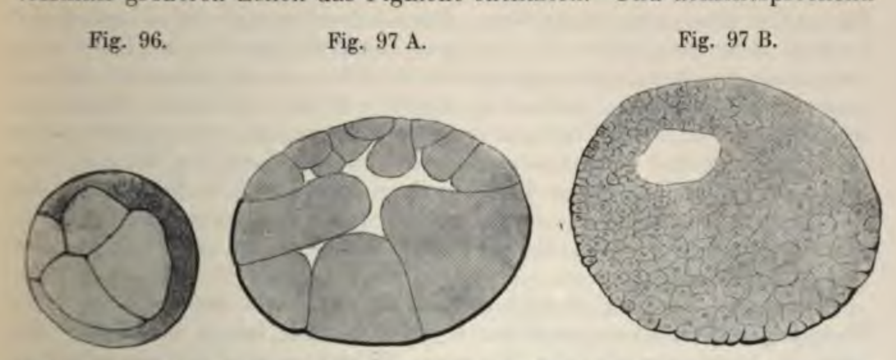


Fig. 96 u. 97 A, B. **Drei Entwicklungsstadien von Eiern von Rana esculenta,** die mit dem animalen Pol nach außen $3\frac{3}{4}$ Stunden zentrifugiert und darauf befruchtet wurden. Nach OSCAR HERTWIG.

Fig. 96. Stadium der Achtteilung. Die vier am ursprünglich vegetativen Pol gelegenen Zellen sind klein und pigmentfrei, während aus der animalen Hälfte die vier großen, pigmentierten Zellen entstanden sind.

Fig. 97 A u. B. Morula und Blastula zweier in gleicher Weise zentrifugierter Eier mit Umkehr der Verhältnisse, wie sie für die animale und vegetative Hälfte unter normalen Verhältnissen typisch sind.

weicht dann auch das Morula- und Blastulastadium vom Normal-Ei ab (Fig. 97 A u. B). Am ursprünglich vegetativen Pol liegen die kleinen, pigmentfreien Zellen, am animalen Pol die großen, pigmentierten Zellen (Fig. 97 A). In der ursprünglich vegetativen Hälfte entsteht die Furchungs- und die Keimblasenhöhle (Fig. 97 B). Daß unter diesen Verhältnissen alle Kerne mit anderen Teilen des Eiinhalts als bei normalem Verlauf umhüllt sind und überhaupt die weitgehendsten Verschiebungen zwischen Bestandteilen des Eiinhalts eingetreten sind, liegt auf der Hand. Es kann daher ohne Frage die gröbere Eistruktur, welche sich in der polaren Differenzierung, in der Verteilung des Pigments und

anderer Substanzen erkennen läßt, durch experimentelle Eingriffe in hohem Maße verändert werden, ohne daß noch die Entwicklungsfähigkeit des Eies in auffallender Weise aufgehalten und geschädigt wird. Nach der Mosaiktheorie dürfte dies nicht der Fall sein.

Eingehender ist die viel diskutierte Streitfrage erörtert in HERTWIG, Allgemeine Biologie, IV. Aufl., 1912, besonders im 26. Kap., ferner in HERTWIG: Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre, Jena 1909.

Geschichte des Furchungsprozesses.

Die Erforschung und das richtige Verständnis des Furchungsprozssses hat mannigfache Schwierigkeiten zu überwinden gehabt. Eine umfangreiche Literatur hat sich über diesen Gegenstand gebildet. Wir beschränken uns darauf, auf die wichtigsten Entdeckungen und auf die Hauptfragen, welche zur Diskussion kamen, hinzuweisen.

Die ersten Beobachtungen des Furchungsprozesses wurden am Froschei gemacht. Von kurzen Angaben SWAMMERDAMS und RÖSEL V. ROSENHOFS abgesehen, haben PREVOST und DUMAS im Jahre 1824 beschrieben, wie am Ei des Frosches in gesetzmäßiger Weise Furchen entstehen, welche nach und nach die ganze Oberfläche in immer kleiner werdende Felder zerlegen. Die französischen Forscher ließen die Furchen auf die Oberfläche des Eies beschränkt sein. Doch schon wenige Jahre später erkannten RUSCONI (1826) und C. E. VON BAER, daß den an der Oberfläche sichtbaren Furchen Spalten entsprechen, welche durch die ganze Dottermasse hindurchgehen und sie in einzelne Stücke zerlegen. BAER bezeichnete schon richtig den ganzen Furchungsprozeß, in welchem er die erste Regung des Lebens erblickte, als Selbstteilung der Eizelle, verließ aber diesen richtigen Pfad wieder, indem er die Bedeutung der Teilungen darin suchte, daß „alle Dottermassen dem Einfluß der flüssigen und flüchtigen Bestandteile des befruchtenden Stoffes ausgesetzt werden".

In den nächsten Dezennien folgten zahlreiche Entdeckungen des Furchungsprozesses an anderen Objekten. Auch lernte man jetzt die partielle Furchung kennen. Nachdem RUSCONI und VOGT sie schon an Fischeiern gesehen, gab KÖLLIKER die erste genaue Beschreibung derselben vom Ei der Cephalopoden im Jahre 1844, 4 Jahre später COSTE vom Hühnerei.

Die Frage nach der Bedeutung des Furchungsprozesses hat die Forscher lebhaft beschäftigt und zu vielen Kontroversen Veranlassung gegeben. In eine bestimmte Richtung wurde die Diskussion erst mit der Begründung der Zellentheorie gelenkt. Es galt, sich darüber klar zu werden, ob und in welcher Weise die Furchung ein Zellenbildungsprozeß ist. SCHWANN selbst hat in dieser Frage, obwohl schon mehrere Beobachtungen über Eiteilung vorlagen, keine feste Stellung genommen. Die Ansichten anderer Forscher gingen jahrzehntelang auseinander. Man war uneins darüber, ob das Ei oder das Keimbläschen eine Zelle sei, ob die bei der Furchung entstehenden Teilstücke eine Membran besäßen oder nicht, und ob man in ihnen Zellen erblicken dürfe oder nicht. In der älteren Literatur finden wir das Keimbläschen und die Kerne der Furchungskugeln vielfach als Embryonalzellen und die umgebende Dottermasse als Umhüllungskugel bezeichnet. Sehr erschwert wurde das Verständnis des Furchungsprozesses auch durch die von

SCHWANN begründete falsche Lehre von der freien Zellbildung aus einem organischen Grundstoff, dem Cytoblastem. Es blieb längere Zeit eine Streitfrage, ob die Gewebszellen des fertigen Organismus direkte Abkömmlinge der Furchungskugeln oder später durch freie Zellbildung aus Cytoblastem entstanden seien. Nachdem auf botanischem Gebiete NÄGELI den richtigen Weg eingeschlagen hatte, ist es vor allen Dingen das Verdienst von KÖLLIKER, REICHERT, REMAK und LEYDIG gewesen, das Verständnis der Furchung angebahnt und gezeigt zu haben, daß eine freie Zellenbildung nicht stattfindet, sondern alle Elementarteile in ununterbrochener Folge aus der Eizelle durch Teilung hervorgehen.

Was die verschiedenen Arten der Furchung betrifft, so bezeichnete KÖLLIKER sie als totale und partielle. Einen erschöpfenderen Überblick über dieselben hat VAN BENEDEN in seiner Untersuchung über die Zusammensetzung und Bedeutung des Eies gegeben und hierbei auch in lichtvoller Weise die Bedeutung der Reservestoffe für die verschiedenen Arten der Furchung auseinandergesetzt. Die von VAN BENEDEN unterschiedenen Kategorien der Furchung hat darauf HAECKEL wesentlich vereinfacht und hat in der Anthropogenie und in seiner Schrift „Die Gastrula und die Eifurchung" das Furchungsschema aufgestellt, daß auch unserer Darstellung zugrunde gelegt ist und nach welchem die totale Furchung in eine äquale und inäquale und die partielle in eine diskoidale und superficiale zerfällt. Zugleich hat HAECKEL auch die verschiedenen Furchungsarten voneinander abzuleiten gesucht, wobei er auf die wichtige Rolle des Nahrungsdotters die Aufmerksamkeit lenkte.

Noch mehr als die äußeren Furchungserscheinungen haben sich Vorgänge, die im Inneren des Dotters ablaufen, der Beobachtung und einer richtigen Beurteilung entzogen, so daß wir erst in jüngster Zeit einen befriedigenden Einblick in dieselben gewonnen haben. Zwar hat die Frage, welche Rolle der Kern bei der Furchung spielt, die Forscher unausgesetzt beschäftigt, doch ohne eine Lösung zu finden. Jahrzehntelang standen sich in der Literatur zwei Ansichten gegenüber, von denen bald die eine, bald die andere zeitweilig zu einer größeren Allgemeingeltung gelangt ist. Nach der einen Ansicht, welche von den Botanikern fast allgemein angenommen war und auf zoologischem Gebiet hauptsächlich durch REICHERT und zuletzt noch durch AUERBACH verfochten wurde, soll der Kern vor jeder Teilung verschwinden und sich auflösen, um sich darauf in jedem Tochtersegment wieder von neuem zu bilden; nach der anderen Ansicht dagegen soll der Kern sich nicht auflösen, vielmehr sich einschnüren, biskuitförmig werden, in zwei Hälften zerfallen und hierdurch die Zellteilung veranlassen. So lehrten namentlich Zoologen und Anatomen, wie C. E. v. BAER, JOH. MÜLLER, KÖLLIKER, LEYDIG, GEGENBAUR, HAECKEL, VAN BENEDEN usw., gestützt auf Erfahrungen, die sie an durchsichtigen Eiern niederer Tiere gemacht hatten.

Licht fiel in die strittige Frage erst von dem Augenblick an, als geeignete Objekte unter Zuhilfenahme stärkerer Vergrößerungen und vor allen Dingen unter Anwendung der modernen Präparationsmethoden (Reagentien und Tinktionen) untersucht wurden.

Einen bemerkenswerten Fortschritt bezeichnen die Arbeiten von FOL, FLEMMING, SCHNEIDER und AUERBACH über die Teilung von Eiern verschiedener Tiere. Zwar lassen sie noch den Kern sich bei der Furchung auflösen, aber sie geben eine genaue und zutreffende Beschreibung der so auffälligen Strahlungen, die beim Unsichtbarwerden

des Kerns im Dotter entstehen und in deren Bereich alsbald während der Einschnürung die Tochterkerne unsichtbar werden. SCHNEIDER beobachtete Teile des Spindelstadiums.

Bald darauf wurde ein genauer Einblick in die komplizierten und eigentümlichen Kernveränderungen durch drei Untersuchungen gewonnen, die unabhängig und gleichzeitig entstanden, an verschiedenen Objekten vorgenommen waren und kurze Zeit nacheinander von BÜTSCHLI, STRASBURGER und mir veröffentlicht wurden. Durch sie wurde endgültig festgestellt, daß keine Kernauflösung, sondern eine Kernmetamorphose, wie sie oben beschrieben worden ist, bei der Teilung stattfindet. Indem ich gleichzeitig bewies, daß auch der Eikern keine Neubildung ist, sondern von Teilen des Keimbläschens abstammt, ergab sich der wichtige Lehrsatz, daß, wie alle Zellen, so auch alle Kerne des tierischen Organismus von der Eizelle und ihrem Kern in ununterbrochener Folge abzuleiten sind. (Omnis cellula e cellula, omnis nucleus e nucleo.) Durch diese Arbeiten wurde zum ersten Male ein Kern- und Zellteilungsschema gegeben, das sich seitdem im wesentlichen als richtig herausgestellt hat, wenn es auch in mehreren Punkten wichtige Verbesserungen und Ergänzungen durch FOL, FLEMMING, VAN BENEDEN, RABL u. a. erfahren hat.

FOL veröffentlichte eine ausgedehnte, monographische Untersuchung des Furchungsprozesses, den er bei vielen wirbellosen Tieren beobachtet hatte. FLEMMING, der von der Kernteilung in Gewebszellen ausging, unterschied mit größerer Schärfe an der Kernfigur den achromatischen und den chromatischen Teil, die sich nicht färbenden Spindelfasern und die ihnen oberflächlich aufliegenden gefärbten Kernfäden und Kernschleifen. An diesen machte er die interessante Entdeckung, daß sie sich der Länge nach spalten. Auf die eigentümliche Spaltung fiel bald darauf Licht, als HEUSER, VAN BENEDEN, GUIGNARD und RABL unabhängig voneinander fanden, daß die Hälften der gespaltenen Fäden nach den Kernpolen auseinander rücken und die Grundlage der Tochterkerne abgeben. VAN BENEDEN machte hierbei noch am Ei von Ascaris megaloeephala die wichtige Wahrnehmung, daß von den vier chromatischen Schleifen, die konstant am Furchungskern zu zählen sind, zwei von der chromatischen Substanz des Eikerns abstammen und daß bei der Teilung infolge der Längsspaltung jeder Tochterkern zwei männliche und zwei weibliche Kernschleifen empfängt. Außerdem sind über den Furchungsprozeß noch mehrere vortreffliche Arbeiten von NUSSBAUM, RABL, CARNOY, BOVERI, PLATNER, WENKEBACH, ZIEGLER usw. erschienen. Eine gute zusammenfassende Darstellung von der Furchung des Wirbeltiereies hat SOBOTTA gegeben. Die Lehre vom Dottersyncytium haben zahlreiche Abhandlungen von H. VIRCHOW wesentlich gefördert.

Im Jahre 1883 suchte PFLÜGER durch interessante Experimente darzutun, daß die Schwerkraft einen richtenden Einfluß auf die Stellung der Teilungsebenen ausübt. BORN, ROUX und ich dagegen glaubten die Teilungen aus der Organisation der Eizelle selbst erklären zu können. In meiner Schrift: „Welchen Einfluß übt die Schwerkraft auf die Teilung der Zellen?“ erblickte ich die Ursachen, welche die verschiedene Richtung der Teilungsebenen veranlassen, 1. in der Verteilung des leichteren Eiplasma und des schwereren Deutoplasma, und 2. in dem Einfluß, welchen die räumliche Anordnung des Eiplasma auf die Stellung der

Kernspindel und die Stellung der Kernspindel wieder auf die Richtung der Teilungsebene ausübt.

In der Geschichte der experimentellen Entwicklungslehre spielt der Furchungsprozeß eine große Rolle. Er hat sich als ein Stadium in der Entwicklung erwiesen, auf welchem der Forscher durch die verschiedenartigsten Eingriffe eine Reihe der interessantesten Veränderungen hervorrufen kann. Als derartige Eingriffe sind besonders zu nennen: Veränderung der Form des Eies durch Kompression (PFLÜGER, ROUX, O. HERTWIG, BORN), Verlagerungen der verschiedenen Substanzen im Eiinhalt durch Zentrifugalkraft und Schwerkraft (O. HERTWIG, O. SCHULTZE, MORGAN, LILLIE), Abtöten einer oder mehrerer Embryonalzellen mit einer warm gemachten Nadel (CHABRY, ROUX, O. HERTWIG, MORGAN u. a.) oder durch den elektrischen Strom (O. HERTWIG), Trennung und Isolierung der ersten Furchungszellen durch die Schüttelmethode (DRIESCH, WILSON, ZOJA) oder durch Abschnürung mit Hilfe eines Seidenfadens (O. HERTWIG, HERLIZKA, SPEMANN). Die Ergebnisse dieser Experimente sind in sehr verschiedener Weise gedeutet worden, was sich zum Teil darauf zurückführen läßt, daß die einzelnen Forscher entweder mit Regulations- oder mit Mosaikeiern gearbeitet haben. Ganz entgegengesetzte Hypothesen sind aufgestellt worden, wie das Prinzip der organbildenden Keimbezirke von HIS, die Keimplasmatheorie von WEISMANN, die Mosaiktheorie von ROUX, die Hypothese der organbildenden Stoffe von SACHS und WILSON, RABL usw., die Theorie der Biogenesis von O. HERTWIG. So haben denn die auf S. 144—151 mitgeteilten Experimente auch zu einer literarischen Fehde geführt, in welcher Grundfragen der allgemeinen Entwicklungslehre von entgegengesetzten Standpunkten aus besprochen worden sind. Gegenwärtig beginnen sich die Gegensätze mehr auszugleichen. Man beginnt einzusehen, daß die Kernteilung kein Mittel ist, durch welches eine Zerlegung der Anlagesubstanz in ihre Einzelanlagen in der von WEISMANN und ROUX angenommenen Weise bewirkt wird. Die Kompressionsversuche und die an den Regulationseiern gewonnenen Ergebnisse durch Isolation der Embryonalzellen reden eine zu deutliche Sprache zugunsten der erbgleichen Teilung. Auf der anderen Seite lehren die Mosaikeier, daß vielfach der Eidotter interessante Struktureigentümlichkeiten besitzt, welche dem Furchungsprozeß und selbst später folgenden Stadien ein besonderes Gepräge verleihen.

VIERTES KAPITEL.

Allgemeine Besprechung der Entwicklungsprinzipien.

Ein einfaches Prinzip hat die bisher betrachteten embryonalen Vorgänge ausschließlich beherrscht. Einzig und allein durch die Substanzzerklüftung des Eies oder durch Zellteilung ist der ursprünglich einfache Elementarorganismus in einen Zellenstaat umgewandelt worden. Derselbe zeigt eine denkbar einfachste Form, indem er eine Hohlkugel darstellt, deren Wand aus einer oder aus mehreren Schichten von Epithelzellen aufgebaut ist. Um aus diesem einfachen Organismus kompliziertere Formen mit ungleichartigen Organen zu erzeugen, wie die ausgebildeten Tiere sind, reicht das Prinzip der Zellteilung nicht aus; weitere Fortschritte in der Entwicklung können von jetzt ab nur dadurch herbeigeführt werden, daß noch zwei andere gleichfalls sehr einfache Prinzipien in Wirksamkeit treten, nämlich das Prinzip des ungleichen Wachstums einer Zellmembran und das Prinzip der Arbeitsteilung und der damit in Zusammenhang stehenden, histologischen Differenzierung.

Fassen wir zunächst das **Prinzip des ungleichen Wachstums** näher in das Auge. Wenn in einer Zellmembran die einzelnen Elementarteile sich gleichmäßig zu teilen fortfahren, so wird entweder eine Verdickung oder eine Größenzunahme der Membran in der Fläche die Folge davon sein. Das erste tritt ein, wenn die Teilungsebenen der Zellen der Oberfläche der Membran gleich gerichtet sind, das zweite, wenn sie vertikal zu ihr stehen. Bei der Größenzunahme in der Fläche werden die ursprünglich vorhandenen Zellen durch das Einschieben neuer Tochterzellen gleichmäßig und allmählich auseinander gedrängt, da sie ja weich und dehnbar und nur durch eine weiche Kittsubstanz verbunden sind. Nehmen wir nun an, daß ein solches Wachstum bei der Keimblase während ihrer weiteren Entwicklung allein stattfände, so könnte nichts anderes aus ihr entstehen, als eine nur immer größer und dicker werdende Hohlkugel von Zellen.

Anders gestaltet sich die Wirkung eines ungleichen Flächenwachstums. Wenn in der Mitte einer Membran eine Zellengruppe allein sich zu wiederholten Malen in kurzer Zeit durch vertikale Ebenen teilt, so wird sie plötzlich eine viel größere Oberfläche für sich in Anspruch nehmen müssen und wird infolgedessen einen energischen Wachstumsdruck auf die Zellen der Umgebung ausüben und sie auseinander zu drängen versuchen. In diesem Falle aber wird ein Auseinanderweichen der benachbarten Zellen, wie beim langsamen und gleichmäßig ver-

teilten, interstitiellen Wachstum nicht möglich sein; denn es wird die sich passiv verhaltende Umgebung gleichsam einen festen Rahmen, wie HIS sich ausgedrückt hat, um den sich dehnenden Teil bilden, der infolge beschleunigten Wachstums eine größere Oberfläche für sich beansprucht. Dieser muß sich mithin in anderer Weise Platz schaffen und seine Oberfläche dadurch vergrößern, daß er aus dem Niveau des passiven Teils nach der einen oder anderen Richtung heraustritt und eine Falte hervorruft. Die Falte wird sich noch weiter vergrößern und über das ursprüngliche Niveau weiter erheben, wenn die lebhafteren Zellteilungsprozesse in ihr andauern. So ist jetzt durch ungleiches Wachstum aus der ursprünglich gleichartigen Zellmembran ein neuer, für sich unterscheidbarer Teil oder ein besonderes Organ entstanden.

Wenn die sich einfaltende Membran, wie es bei der Keimblase der Fall ist, einen Hohlraum umschließt, so sind bei der Faltenbildung zwei Fälle denkbar. Erstens kann sich die Membran in das Innere des Körpers hineinfalten, welchen Vorgang man in der Entwicklungsgeschichte als Invagination oder Einfaltung bezeichnet. Zweitens kann durch Ausstülpung eine Falte entstehen, welche über die Oberfläche des Körpers frei hervorragt.

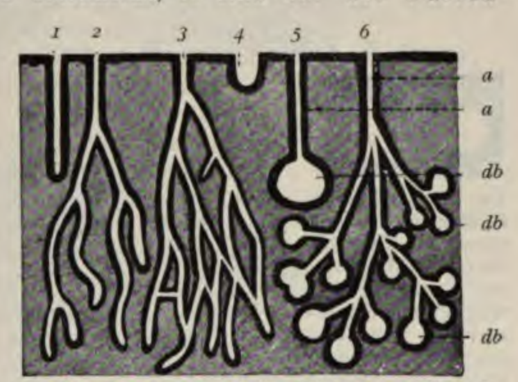


Fig. 98. **Schema der Drüsenbildung.** *1* Einfache tubulöse Drüse; *2* verzweigte tubulöse Drüse; *3* verzweigte tubulöse Drüse mit netzförmigen Verbindungen, *4* und *5* einfache alveoläre Drüse; *a* Ausführgang; *db* Drüsenbläschen; *6* verzweigte alveoläre Drüse.

Im ersten Falle sind im einzelnen zahlreiche Variationen möglich, so daß die verschiedenartigsten Organe, wie z. B. die Drüsen des tierischen Körpers, Teile von Sinnesorganen, das Zentralnervensystem usw. gebildet werden.

Bei der Entstehung der Drüsen stülpt sich ein kleiner, kreisförmig umschriebener Teil einer Zellenmembran in das Innere des Körpers in das unterliegende Gewebe als ein Hohlzylinder (Fig. 98 *1*, *4*) hinein und kann durch fortgesetztes Wachstum eine bedeutende Länge erreichen. Hierbei geht die Einstülpung entweder in die tubulöse oder in die alveoläre Drüsenform (FLEMMING) über. Besitzt der Drüsenschlauch vom Ursprung bis zum blinden Ende nahezu gleichmäßige Dimensionen, so erhalten wir die einfache tubulöse oder röhrenförmige Drüse (Fig. 98 *1*) (die Schweißdrüsen der Haut, LIEBERKÜHNsche Drüsen des Darmes). Von ihr unterscheidet sich die alveoläre Drüsenform dadurch, daß der eingestülpte Schlauch nicht gleichmäßig weiter wächst, sondern sich an seinem Ende etwas ausweitet (Fig. 98 *5 db*), während der Anfangsteil eng und röhrenförmig bleibt und als Ausführungsgang (*a*) dient. Kompliziertere Drüsenformen treten in die Erscheinung, wenn am einfachen Drüsenschlauch sich dieselben Prozesse, denen er seine Entstehung verdankt, wiederholen, wenn an einer kleinen Stelle desselben abermals ein lebhafteres Wachstum stattfindet und eine Partie sich als Seitenschlauch vom Hauptschlauch abzusetzen beginnt (Fig. 98 *2*, *6*). Indem derartige Ausstülpungsvorgänge sich vielmals

wiederholen, kann die ursprünglich einfache Drüsenröhre die Gestalt eines vielverzweigten Baumes gewinnen, an dem wir den zuerst gebildeten Teil als Stamm und die durch Sprossung an ihm hervorgewachsenen Teile je nach ihrem Alter und der dem Alter entsprechenden Stärke als Haupt- und Nebenzweige erster, zweiter, dritter und vierter Ordnung unterscheiden. Je nachdem nun hier die hervorsprossenden Seitenschläuche röhrenförmig bleiben oder sich wieder am Endabschnitt ausweiten, entsteht die zusammengesetzte, tubulöse Drüse (Fig. 98 *2*) (Nieren, Hoden, Leber) oder die zusammengesetzte, alveoläre Drüse (Fig. 98 *6*) (Talgdrüsen der Haut, Lungen usw.).

Wieder andere Formen nimmt der sich einstülpende Teil einer ursprünglich ausgebreiteten Membran bei der Bildung von Sinnesorganen und vom Zentralnervensystem an. Der die Nervenendigung tragende Teil des Gehörorgans zum Beispiel oder das häutige Labyrinth entwickelt sich aus einer kleinen Strecke der Körperoberfläche, die, indem sie eine besondere Wachstumsenergie erhält, sich zu einer kleinen Grube einsenkt (Fig. 99). Die Ränder des Hörgrübchens wachsen hierauf mehr und mehr einander entgegen, so daß sich ein Säckchen bildet, das nur noch durch eine enge Öffnung an der Körperoberfläche ausmündet (Fig. 99 *a*). Schließlich wächst auch noch die enge Öffnung zu. Aus dem Hörgrübchen ist ein allseitig geschlossenes Hörbläschen (*b*) entstanden, das sich hierauf von seinem Mutterboden, dem Epithel der Körperoberfläche, ganz ablöst. Später gewinnt es noch, ebenfalls nur durch ungleiches Wachstum einzelner Abschnitte, durch Einschnürungen und verschiedenartige Ausstülpungen eine so außerordentlich komplizierte Gestalt, daß es den Namen des häutigen Labyrinthes mit Fug und Recht erhalten hat, wie in einem anderen Kapitel ausführlich gezeigt werden wird.

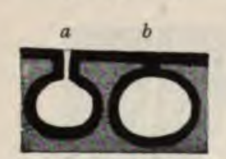


Fig. 99. **Schema der Bildung des Hörbläschens.** *a* Hörgrübchen; *b* Hörbläschen, das durch Abschnürung entstanden ist und mit dem äußeren Keimblatt noch durch einen soliden Epithelstiel zusammenhängt.

Als letztes Beispiel einer Einstülpung möge die Entwicklung des Zentralnervensystems dienen. Rückenmark und Gehirn nehmen frühzeitig ihren Ursprung aus der epithelialen Zellschicht, welche die äußere Oberfläche des embryonalen Körpers begrenzt. Ein in der Längsachse und am Rücken gelegener, schmaler Streifen verdickt sich und wird von dem dünneren Teil des Epithels, welcher die Epidermis liefert, als Medullarplatte unterschieden (Fig. 100 A *mp*). Indem die Platte rascher wächst als ihre Umgebung, krümmt sie sich zu einer flachen Rinne, der Medullarfurche, ein. Die Rinne vertieft sich bei weiterer Substanzzunahme. Hierbei erheben sich die Ränder (Fig. 100 B *mf*), mit welchen die gekrümmte Medullarplatte in den dünneren Teil der Zellmembran übergeht, über die Umgebung ein wenig empor und werden zu den sogenannten Medullarfalten. Später wachsen diese einander entgegen und legen sich so zusammen, daß die Rinne zu einer Röhre wird, die durch einen engen Längsspalt vorübergehend noch nach außen geöffnet ist. Schließlich schwindet auch dieser Spalt (Fig. 100 C), die Ränder der Falten verwachsen ganz; das geschlossene Medullarrohr (*n*) löst sich hierbei wie das Hörbläschen längs der Verwachsungsstelle oder Naht von der Zellenmembran, von der es ursprünglich ein Bestandteil gewesen ist, vollständig ab und wird zu einem ganz selbständigen Organ (*n*).

Betrachten wir jetzt noch etwas näher den Mechanismus der Verwachsung und der Ablösung des Nervenrohres im Bereich der Naht.

Die beiden Medullarfalten setzen sich aus zwei Blättern zusammen, die am Faltenrande ineinander umbiegen: aus der dickeren, die Rinne oder das Rohr begrenzenden Medullarplatte (*mp*) und aus dem dünneren, nach außen gelegenen Hornblatt (*ep*). Wenn sich nun die Falten an-

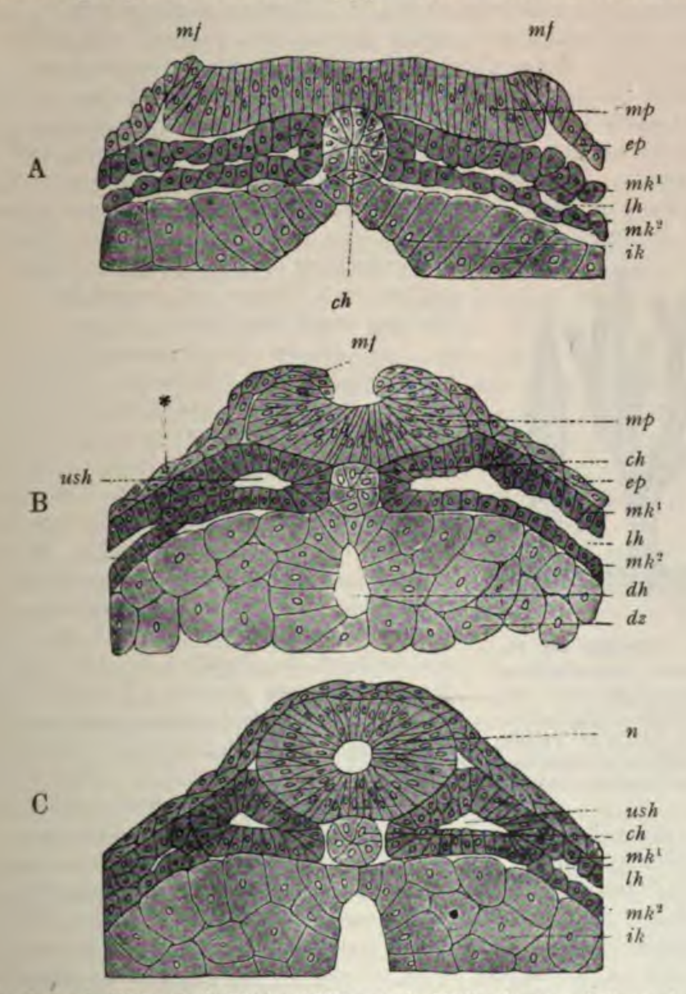


Fig. 100. **Querschnitt durch die Rückenhälfte von drei Tritonlarven.** A Querschnitt durch ein Ei, an welchem die Medullarfalten *mf* hervorzutreten beginnen. B Querschnitt durch ein Ei, dessen Medullarfurche dem Verschluß nahe ist. C Querschnitt durch ein Ei mit geschlossenem Nervenrohr und wohlentwickelten Segmenten. *mf* Medullarfalten; *mp* Medullarplatte; *n* Nervenrohr; *ch* Chorda; *ep* Epidermis oder Hornblatt; *mk* mittleres Keimblatt; mk^1 parietales, mk^2 viszerales Mittelblatt; *ik* inneres Keimblatt; *ush* Segmenthöhle; *dh* Darmhöhle; *dz* Dotterzellen; *lh* Leibeshöhle.

einanderlegen, verschmelzen sie nicht nur längs einer schmalen Kante, sondern in so breiter Ausdehnung, daß sich Hornblatt mit Hornblatt und die Ränder der Medullarplatte untereinander verbinden. Das so entstandene Medullarrohr und das darüber hinwegziehende, geschlossene Hornblatt hängen noch längs der Verwachsungsnaht durch eine inter-

mediäre Zellenmasse zusammen. Bald aber findet längs derselben eine Trennung statt, indem der intermediäre Substanzstreifen immer schmäler wird und ein Teil von ihm sich dem Hornblatt, ein Teil dem Medullarrohr anschließt. So greifen bei der Nahtbildung Verschmelzungs- und Trennungsprozesse fast gleichzeitig ineinander, ein Vorgang, der auch bei anderen Einstülpungen sich vielfach wiederholt, wie bei der Abschnürung des Gehörbläschens, des Linsensäckchens usw.

Das selbständig gewordene Nervenrohr gliedert sich später noch in mannigfacher Weise durch Faltenbildung infolge ungleichen Flächenwachstums, namentlich in seinem vorderen, erweiterten Abschnitt, der zum Gehirn wird. Aus diesem bilden sich durch zwei Einschnürungen drei hintereinander gelegene Hirnblasen; und von diesen ist wieder die vorderste, die zum Großhirn mit seinen komplizierten Furchen und Windungen erster, zweiter und dritter Ordnung wird, ein klassisches Beispiel, wenn es zu zeigen gilt, wie durch den einfachen Prozeß der Faltenbildung ein außerordentlich reichgegliedertes Organ mit verwickelter Formbildung entstehen kann.

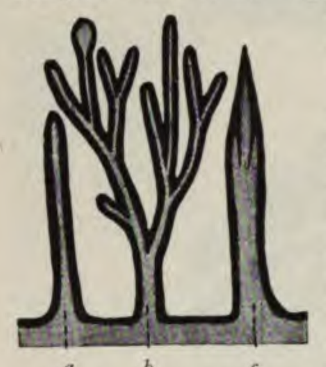


Fig. 101. **Schema der Papillen- und Zottenbildung.** *a* einfache Papille; *b* verästelte Papille oder Zottenbüschel; *c* einfache Papille, deren Bindegewebsgrundstock in drei Spitzen ausläuft.

Neben der Einstülpung spielt bei der Formgebung des tierischen Körpers die zweite Art der Faltenbildung, die auf einem Ausstülpungsprozeß beruht, eine nicht minder wichtige Rolle und bedingt nach außen hervortretende Fortsätze der Körperoberfläche, die ebenfalls verschiedene Formen annehmen können (Fig. 101). Bei Wucherung eines kleinen, kreisförmigen Bezirks einer Zellenmembran entstehen zapfenförmige Erhebungen, wie auf der Zungenschleimhaut die Papillen (*c*) oder im Dünndarm die feinen Zotten (Villi intestinales), welche, sehr dicht aneinandergelagert, eine samtartige Beschaffenheit der Oberfläche der Darmschleimhaut verleihen. Wie die tubulösen Drüsenschläuche sich reichlich verästeln können, so entwickeln sich hier und da auch aus den einfachen Zotten Zottenbüschel, indem lokale Wucherungen das Hervorsprossen von Seitenästen zweiter, dritter und vierter Ordnung veranlassen (Fig. 101*b*). Wir erinnern an die äußeren Kiemenbüschel verschiedener Fisch- und Amphibienlarven, welche in der Halsgegend frei in das Wasser hineinragen, oder an die durch noch reichere Verzweigung ausgezeichneten Chorionzotten der Säugetiere. Auch die Extremitätenbildung ist auf solche nach außen hervortretende Knospungsprozesse zurückzuführen.

Wenn die Wucherung der Membran längs einer Linie erfolgt, bilden sich mit dem freien Rande nach außen gerichtete Kämme oder Falten, wie am Dünndarm die Kerkringschen Falten oder an den Kiemenbögen der Fische die Kiemenblättchen.

Aus den angeführten Beispielen ist klar zu ersehen, wie allein mit dem einfachen Mittel der Ein- und Ausstülpung die reichste Organbildung erzielt werden kann. Dabei können die Organe noch durch zwei Prozesse von mehr untergeordneter Bedeutung modifiziert werden, durch Trennungen und durch Verschmelzungen, die an den Zellschichten stattfinden. Blasenförmige und schlauchförmige Hohlräume

erhalten Öffnungen, indem sich an einer Stelle, wo die Blase oder der Schlauch nahe der Körperoberfläche liegt, die trennende Wand verdünnt, bis eine Durchbrechung stattfindet. So entwickeln sich am ursprünglich geschlossenen Darmrohr der Wirbeltiere die Mundöffnung, sowie in der Halsgegend die Kiemenspalten.

Noch häufiger wird der entgegengesetzte Prozeß, die Verschmelzung, beobachtet. Sie gestattet mehrere Variationen. Wir haben schon gesehen, wie die Einstülpungsränder sich zusammenlegen und verwachsen können, wie bei der Entwicklung des Hörbläschens, des Darmschlauchs, des Nervenrohrs. Die Verwachsung kann aber auch in größerer Ausdehnung stattfinden, wenn die einander zugewandten Flächen einer eingestülpten Membran sich mehr oder minder vollständig fest aneinander legen und sich so verbinden, daß sie eine einzige Zellenmembran herstellen. Solches geschieht z. B. beim Verschluß der embryonalen Kiemenspalten, bei der Bildung der drei halbzirkelförmigen Kanäle des Gehörorgans oder als pathologischer Prozeß bei der Verlötung der sich berührenden Flächen seröser Höhlen. Ferner können Verschmelzungen zwischen Schläuchen erfolgen, die mit ihren Spitzen in Berührung kommen, was sehr häufig bei den zusammengesetzten, tubulösen Drüsen stattfindet (Fig. 98 *3*). Von den zahlreichen, aus einem Drüsentubulus hervorgesproßten Seitenästen legen sich einige mit ihren Enden an benachbarte Äste an, verschmelzen mit ihnen und treten dadurch, daß die Zellen an der Verlötungsstelle auseinanderweichen, in offene Verbindung. So geht die verzweigte in die netzförmige, tubulöse Drüse über, zu der beim Menschen Hoden und Leber gehören.

Neben der Faltenbildung epithelialer Lamellen, welche in hohem Garde variierend die Gliederung des tierischen Körpers im allgemeinen bestimmt, wurde noch als ein zweites Entwicklungsprinzip von fundamentaler Bedeutung die Arbeitsteilung und die mit ihr zusammenhängende histologische Differenzierung genannt. Um dieses Prinzip in seiner Bedeutung für die Entwicklung ganz zu verstehen, müssen wir davon ausgehen, daß sich das Leben aller Organismen in einer Summe verschiedener Verrichtungen oder Funktionen äußert. Die Organismen nehmen Stoffe von außen in sich auf, wobei sie das Brauchbare ihrem Körper einverleiben und das Unbrauchbare entfernen (Funktion der Ernährung und des Stoffwechsels); sie können die Form ihres Körpers durch Zusammenziehung und Ausdehnung verändern (Funktion der Bewegung); sie sind in der Lage, äußere Reize zu empfinden (Sinnesfunktion); sie besitzen endlich die Fähigkeit, neue Gebilde ihresgleichen zu erzeugen (Funktion der Fortpflanzung). Bei den niedersten, vielzelligen Organismen verrichten noch alle einzelnen Teile in gleicher Weise die aufgeführten, für das organische Leben notwendigen Funktionen; je höher ausgebildet aber ein Organismus wird, um so mehr sehen wir, daß seine einzelnen Zellen sich in die Aufgaben des Lebens teilen, daß einige vorzugsweise das Geschäft der Ernährung, andere der Bewegung, andere der Wahrnehmung und wieder andere das Geschäft der Fortpflanzung übernehmen, und daß mit dieser Arbeitsteilung zugleich ein höherer Grad der Vollkommenheit, mit welcher die einzelnen Funktionen ausgeführt werden, verbunden ist. Die Ausbildung einer besonderen Arbeitsleistung führt stets auch zu einem veränderten Aussehen der Zelle; mit der physiologischen Arbeitsteilung geht stets auch Hand in Hand eine morphologische oder histologische Differenzierung.

Elementarteile, welche das Geschäft der Verdauung besonders besorgen, sind als Drüsenzellen zu unterscheiden; wieder andere, die das Vermögen der Kontraktilität weiter ausgebildet haben, sind zu Muskelzellen geworden, andere zu Nervenzellen, andere zu Geschlechtszellen usw.; die eine gleiche Verrichtung besorgenden Zellen liegen meist gruppenweise zusammen und stellen ein besonderes Gewebe dar.

So umfaßt das Studium der Keimesgeschichte eines Organismus hauptsächlich zwei Seiten; die eine Seite ist das Studium der Formbildung, die zweite das Studium der histologischen Differenzierung. Wir können gleich hinzufügen, daß sich die Formbildung bei den höheren Organismen hauptsächlich in den Anfangsstadien, die histologische Differenzierung in den Endstadien der Entwicklung vollzieht.

Die Kenntnis dieser leitenden Gesichtspunkte wird uns das Verständnis der weiteren Entwicklungsvorgänge wesentlich erleichtern.

FÜNFTES KAPITEL.

Entwicklung der beiden primären Keimblätter.

I. Erster Typus. Amphioxus lanceolatus.

Die Fortschritte, die auf den nächsten Stadien in der Entwick-
ler Keimblase herbeigeführt werden, beruhen in erster Linie auf
ngsprozessen. Hierdurch entstehen Embryonalformen, die
unächst aus zwei und später aus vier Epithelmembranen oder
blättern aufbauen.

Die aus zwei Keimblättern zusammengesetzte Em-
ıalform heißt die Darmlarve oder Gastrula. Sie besitzt
ohe entwicklungsgeschichtliche Bedeutung, da sie, wie HAECKEL
RAY LANCASTER zuerst betont haben, in jedem der sechs Haupt-
ie des Tierreiches vorkommt und so einen gemeinsamen Ausgangs-
abgibt, von dem sich in
enter Richtung die ein-
Tierformen ableiten lassen.
ier verschiedene Arten von
ılasen je nach dem Reich-
und der Verteilungsweise
ıtters unterschieden werden
en, so ist dasselbe auch bei
astrula der Fall. Von einer
hen Grundform aus sind
veitere Modifikationen ent-
n, denen wir mit Ausnahme
einzigen, welche für viele
ıpoden charakteristisch ist,
amm der Wirbeltiere be-
n.

Fig. 102. **Keimblase des Amphioxus lanceolatus.** Nach HATSCHEK. *kh* Keimblasenhöhle; *vz* vegetative Zellen; *AP* animaler, *VP* vegetativer Pol.

Die einfachste und ur-
ıglichste Form, mit deren
htung wir zu beginnen
, findet sich nur in der Entwicklungsgeschichte des
ıioxus lanceolatus.

Wie schon früher gezeigt wurde, wird beim Amphioxus die Keim-
von Zylinderzellen begrenzt, die sich zu einem einschichtigen
el fest zusammenschließen (Fig. 102). An einer Stelle, welche als
tiver Pol (*VP*) bezeichnet werden kann, sind die Zellen (*vz*) etwas

größer und durch eingelagerte Dotterkörnchen trüber. An dieser Stelle nimmt der Prozeß der Gastrulabildung seinen Anfang. Die vegetative Fläche beginnt sich zunächst abzuflachen und nach der Mitte der Kugel einzubuchten (Fig. 103). Durch Weiterschreiten der Einstülpung (Invagination) wird die Grube tiefer und tiefer, während die Keimblasenhöhle in demselben Maße sich verkleinert. Schließlich legt sich der eingestülpte Teil (Fig. 104 *ik*) unter vollständiger Verdrängung der Keimblasenhöhle an die Innenfläche der entgegengesetzten, nicht eingestülpten Blasenwand (*ak*) an. Als Endresultat ist aus der Kugel mit einfacher Wand ein becherförmiger Keim mit doppelten Wandungen, die Gastrula, entstanden.

Die Höhle der Gastrula, welche sich von der Einstülpung herleitet und nicht mit der Keimblasenhöhle, welche durch sie verdrängt worden ist, verwechselt werden darf, ist der Urdarm (*ud*) oder die Darmleibeshöhle (Cölenteron). Sie öffnet sich nach außen durch den Urmund (*u*).

Ganz am Anfang der Einstülpung hat die Gastrula die Form einer flachen Schüssel (Fig. 104). Auf späteren Stadien vertieft sie sich

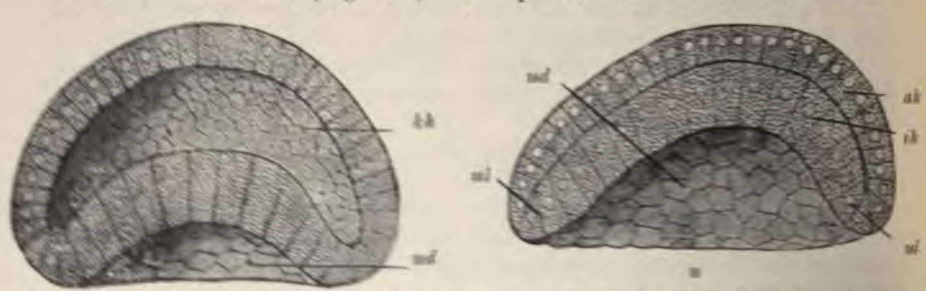


Fig. 103. **Beginn der Gastrulation des Amphioxus.** Nach HATSCHEK. *kh* Keimblasenhöhle; *ud* Urdarm.

Fig. 104. **Schüsselförmige Gastrula.** Nach HATSCHEK. *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt, *ud* Urdarm, *u* Urmund, *ul* Urmundlippen.

immer mehr und gewinnt das Aussehen eines Bechers, so daß auch häufig die Gastrula als Becherlarve bezeichnet wird (Fig. 105). Hierbei verkleinert sich der Urmund Schritt für Schritt in erheblichem Maße, bis er zu einer ganz engen, unscheinbaren Öffnung geworden ist (Fig. 106). Gleichzeitig wird eine Wand des Bechers, welche der späteren Rückengegend entspricht, mehr abgeplattet (Fig. 106). Noch ältere Embryonen strecken sich immer mehr in die Länge; der sehr eng gewordene Urmund kommt dorsalwärts an ihr hinteres Ende zu liegen, wo er noch auf ziemlich vorgerückten Stadien beobachtet werden kann. Die allmählich vor sich gehende Verengerung des Urmundes wird als Urmundschluß bezeichnet. Wie derselbe zustande kommt, ist eine wichtige, noch umstrittene Frage, auf welche später in einem besonderen Abschnitt ausführlicher eingegangen werden wird.

Da der Name Urdarm und Urmund leicht eine irrtümliche Vorstellung hervorrufen könnte, so sei, um einer solchen gleich hier schon vorzubeugen, bemerkt, daß der durch die erste Einstülpung entstandene Hohlraum und seine nach außen führende Öffnung dem Darmrohr und dem Mund des ausgewachsenen Thieres nicht gleichwertig sind. Der Urdarm des Keimes liefert zwar die Grundlage zum Darmrohr, läßt aber außer ihm noch eine Anzahl andere Organe, wie hauptsächlich die spätere Brust- und Leibeshöhle, aus sich hervorgehen. In Wahr-

heit ist also der Hohlraum eine „Darmleibeshöhle oder ein Cölenteron", ein Hohlraumsystem, das als dauernde Einrichtung für den Stamm der Cölenteraten charakteristisch ist. Der Urmund endlich ist bei den Wirbeltieren nur ein vergängliches Gebilde; er schließt sich später und verschwindet mit Ausnahme eines Restes, der zum After wird, während der bleibende oder sekundäre Mund sich ganz neu bildet.

Die beiden Zellenschichten des Bechers, welche am Rande des Urmundes oder seiner Lippe ineinander umbiegen, heißen die beiden primären Keimblätter und werden nach ihrer Lage als das äußere (*ak*) und als das innere (*ik*) bezeichnet. Während bei der Keimblase die einzelnen Zellen voneinander noch wenig verschieden sind, beginnt mit dem Prozeß der Gastrulabildung sich eine Arbeitsteilung zwischen den beiden Keimblättern geltend zu machen, was bei den frei herumschwimmenden Larven wirbelloser Tiere zu erkennen ist. Das äußere Keimblatt (*ak*) (auch Ektoderm oder Ektoblast genannt) dient als Körperbedeckung, ist zugleich Organ der Empfindung und vermittelt in dem Falle, wo sich Flimmern auf den Zellen entwickeln, wie beim Amphioxus, die Fortbewegung. Das innere Keimblatt (*ik*) (Entoderm oder Entoblast) kleidet die Darmleibeshöhle aus und besorgt die Nahrungsaufnahme. Beide Zellschichten stehen somit in einem Gegensatz zueinander in Hinblick sowohl auf ihre Lage als auch auf ihre Funktion, da eine jede eine besondere Aufgabe übernommen

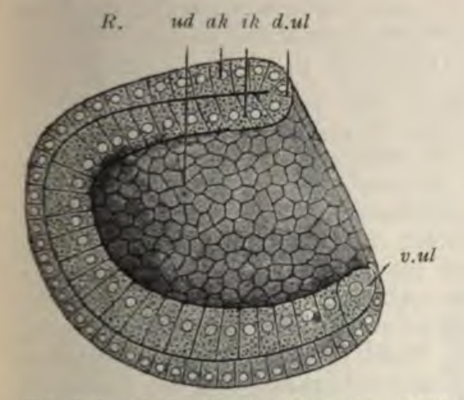


Fig. 105. **Becherförmige Gastrula.** Nach Hatschek. *d.ul*, *v.ul* dorsale und ventrale Urmundlippe; *ud* Urdarm; *ak*, *ik* äußeres, und inneres Keimblatt; *R* Rückenfläche.

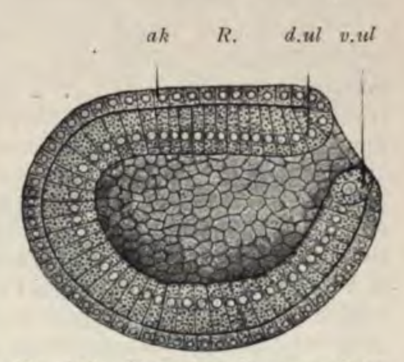


Fig. 106. **Gastrula mit ausgeprägter Rückenfläche und engerem, dorsal gelegenem Urmund.** (Bezeichnung wie in Fig. 105.)

hat. In dieser Hinsicht sind sie von C. E. v. Baer als die beiden Ur- oder Primitivorgane des tierischen Körpers bezeichnet worden. Sie bieten uns ein sehr lehrreiches, weil sehr einfaches Beispiel für die Entstehungsweise zweier Organe aus einer einheitlichen Anlage. Durch die Einstülpung sind die gleichartigen Zellen der Kugeloberfläche in verschiedene Beziehungen zur Außenwelt gebracht worden und haben demgemäß verschiedene Entwicklungsbahnen eingeschlagen und sich besonderen, den neuen Verhältnissen entsprechenden Aufgaben anpassen müssen.

Die Sonderung des embryonalen Zellenmaterials in die beiden Primitivorgane Baers ist für die ganze weitere Entwicklungsrichtung

der einzelnen Zellen von ausschlaggebender Bedeutung. Denn auf jedes der beiden Primitivorgane ist eine ganz bestimmte Summe der definitiven Organe des Körpers zurückzuführen. Um dieses wichtige Verhältnis gleich in das rechte Licht zu setzen, sei erwähnt, daß das äußere Keimblatt den epithelialen Überzug des Körpers, die Epidermis mit Drüsen und Haaren, die Anlage des Nervensystems und die funktionell wichtigsten Teile der Sinnesorgane liefert. Deswegen legten ihm die älteren Embryologen den Namen des Hautsinnesblattes bei; das innere Keimblatt dagegen wandelt sich in die übrigen Organe des Körpers um, in den Darm mit den Drüsen, in die Leibeshöhle, in die Muskeln usw.; es sondert sich demnach in die weitaus überwiegende Masse des Körpers und hat während der Entwicklung die meisten und einschneidendsten Metamorphosen durchzumachen.

Ganz ähnliche Larvenformen wie beim Amphioxus sind auch bei vielen wirbellosen Tieren aus dem Stamm der Cölenteraten, Echinodermen, Würmer und Brachiopoden beobachtet worden. Sie verlassen meist schon auf dem Gastrulastadium die Eihülle, um sich mit Flimmern im Wasser fortzubewegen; auch können sie schon jetzt Nahrungsbestandteile, kleine Infusorien, Algen oder Reste größerer Tiere durch den Urmund in den verdauenden Hohlraum aufnehmen und zum weiteren Wachstum ihres Körpers verwenden. Hierbei werden die unbrauchbaren, weil nicht verdaulichen Stoffe wieder auf demselben Wege aus dem Körper ausgestoßen. Nicht so einfach liegen die Verhältnisse bei den übrigen Wirbeltieren. Eine so typische, einfache Gastrula, wie beim Amphioxus, begegnet uns in keiner Vertebratenklasse wieder.

Wohl aber finden sich nach Ablauf des Furchungsprozesses Embryonalformen, welche sich als mehr oder minder tief abgeänderte Gastrulae deuten lassen. Wie diese auf die so einfachen und leicht verständlichen Befunde beim Amphioxus zurückzuführen sind, betrachten die Embryologen seit Jahrzehnten als eine wichtige Aufgabe der vergleichenden Forschung. Die Zurückführung ist bei einigen Wirbeltierklassen, wie bei Cyclostomen, Amphibien, Dipneusten, Elasmobranchiern eine leichte, bei anderen wieder, wie bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren mit größeren Schwierigkeiten verknüpft. Im allgemeinen lassen sich außer dem grundlegenden Prozeß beim Amphioxus noch vier weitere, voneinander stärker abweichende Modifikationen der Gastrulation unterscheiden, so daß in bezug auf dieses Merkmal sich die über dem Amphioxus stehenden Wirbeltiere in vier Gruppen sondern lassen, die wir getrennt besprechen.

2. Zweiter Typus. Cyclostomen, Dipneusten, Amphibien.

Als Beispiel für den zweiten Typus sollen uns die Amphibien, speziell die Eier vom Triton und Frosch, dienen. Bei ihnen tritt die Übereinstimmung mit der einfacheren Gastrulation des Amphioxus noch ziemlich klar zutage.

Beim Wassersalamander ist die eine Hälfte der Keimblase (Fig. 107), welche man die animale nennt, dünnwandig und wird aus kleinen Zellen zusammengesetzt, welche in zwei Lagen übereinander liegen und sich später in ein einfaches Zylinderepithel umwandeln. Die andere oder vegetative Hälfte (*dz*) zeigt eine stark verdickte Wandung aus viel größeren, dotterreichen, polygonalen Zellen (*dz*), welche, in vielen Lagen

locker zusammengehäuft, einen hügeligen Vorsprung in den so eingeengten Hohlraum (*Kh*) der Keimblase bedingen. Wo die ungleich differenzierten Hälften zusammentreffen, vermitteln Zellen, welche GÖTTE als Randzone (*Rz*) bezeichnet hat, einen Übergang. Da die animale Hälfte ihrer ganzen Zusammensetzung nach ein viel geringeres spezifisches Gewicht als die entgegengesetzte Hälfte besitzt, ist sie im Wasser ausnahmslos nach oben gerichtet. Die eine bildet die dünnere Decke, die andere den stark verdickten Boden der exzentrisch gelegenen Keimblasenhöhle.

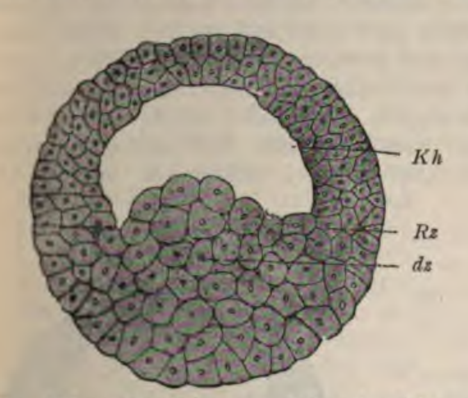


Fig. 107. **Keimblase von Triton taeniatus.** *Kh* Keimblasenhöhle; *dz* Dotterzellen; *Rz* Randzone.



Fig. 108. **Keimblase von Triton, die sich zur Gastrula entwickelt,** von der Oberfläche gesehen. *u* Urmund.

Wenn die Gastrula sich zu entwickeln beginnt, erfolgt die Einstülpung seitlich an einer Stelle der Randzone (Fig. 108 *u*) und macht sich äußerlich durch eine scharfe, später hufeisenförmig gekrümmte Furche bemerkbar, die auf ihrer einen Seite durch kleine Zellen, auf der anderen Seite durch größere, dotterreiche Elemente begrenzt wird. An dem spaltförmigen Urmund stülpen sich (Fig. 109 *u*) an seiner dorsalen Lippe (*dl*) die kleinen, an seiner ventralen Lippe (*vl*) die großen Zellen der vegetativen Hälfte in das Innere der Keimblase hinein, und bilden die einen die Decke, die anderen den Boden vom Urdarm (*ud*). Dieser erscheint in den ersten Stadien der Einstülpung nur als ein enger Spalt neben der weiten Keimblasenhöhle (*kh*); bald aber verdrängt er sie vollständig und dehnt sich dabei am Grund der Einstülpung zu einem weiten Sack aus, während er nach dem Urmund zu immer eng und spaltförmig bleibt. Da der Urdarm der Amphibien zuerst von dem italienischen Naturforscher RUSCONI beobachtet worden ist, wird er in den älteren Schriften gewöhnlich als die RUSCONIsche Nahrungshöhle, sowie der Urmund als der RUSCONIsche After aufgeführt.



Fig. 109. **Längsdurchschnitt durch eine Keimblase von Triton mit beginnender Gastrula-Einstülpung.** *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt; *kh* Keimblasenhöhle; *ud* Urdarm; *u* Urmund; *dz* Dotterzellen; *dl*, *vl* dorsale, ventrale Lippe des Urmunds.

Am Schluß des Einstülpungsprozesses ist die ganze Dottermasse oder die vegetative Hälfte der Keimblase in das Innere zur Begrenzung der Urdarmhöhle aufgenommen und dabei von einer Schicht kleiner Zellen umwachsen worden (Fig. 110).

Von den beiden Keimblättern der Gastrula verdünnt sich später das äußere beim Wassersalamander zu einer einfachen Lage regelmäßig angeordneter, zylindrischer Zellen; dagegen besteht das innere Blatt an der Decke des Urdarmes gleichfalls aus kleinen Elementen, an der anderen Seite aus den großen Dotterzellen, die, in vielen Lagen zusammengehäuft, einen weit in den Urdarm hineinspringenden und ihn zum Teil ausfüllenden Hügel bedingen. Hierdurch muß die Gastrula der Amphibien wieder im Wasser eine bestimmte Ruhelage einnehmen, da die Dottermasse als der schwerere Teil sich immer am tiefsten einstellt (Fig. 110).

Fig. 110. Fig. 111.

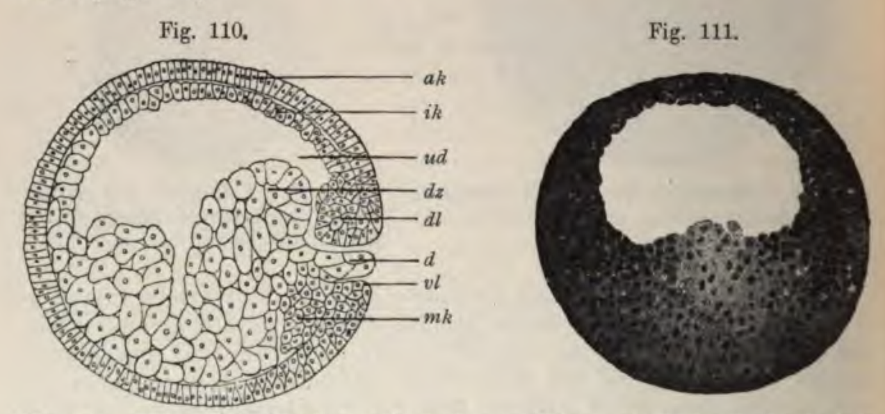


Fig. 110. **Längsschnitt durch eine Gastrula von Triton.** *ak, ik, dz, dl, vl, ud* wie in Fig. 109; *d* Dotterpfropf; *mk* mittleres Keimblatt. Nach HERTWIG.

Fig. 111. **Keimblase von Rana fusca,** nach einem Präparat des anat.-biol. Instituts.

Der Keim der Amphibien ist jetzt schon ein vollständig bilateral-symmetrischer Körper. Die durch den Dotter verdickte Wand der Gastrula wird zur Bauchseite des päteren Tieres; die entgegengesetzte, nach oben gerichtete Wand oder die Decke des Urdarmes wird zum Rücken. Der Urmund bezeichnet uns, wie sich weiterhin ergeben wird, das hintere Ende und der entgegengesetzte Teil den Kopf. Es lassen sich also durch die Gastrula eine Längsachse, eine dorsoventrale und eine quere Achse hindurchlegen, die den späteren Achsen des Tieres entsprechen.

Beim viel untersuchten Frosch (Fig. 111) hat die Keimblase eine dickere, etwa aus drei bis vier Zellenlagen aufgebaute Decke, welche durch Ablagerung schwarzer Pigmentkörnchen bei Rana esculenta weniger, bei Rana temporaria dagegen ganz dunkelschwarz gefärbt ist. So entsteht ein auffälliger Kontrast, der auch schon an der ungefurchten Eizelle vorhanden ist, zwischen dem schwarzen animalen und dem hellgelben, fast ganz pigmentfreien, vegetativen Pol (Fig. 111). Eine deutlich ausgeprägte bilaterale Symmetrie ist schon auf diesem Stadium durch OSCAR SCHULTZE nachgewiesen worden. Eine Stelle der Decke, welche der Eintrittsstelle des Samenfadens nach demselben Gewährsmann entsprechen soll, ist konstant viel dicker als die gegen-

über liegende Stelle, welche zugleich auch als die Urmundseite zu bezeichnen ist. Denn wie an der Fig. 112 ebenfalls schon zu erkennen ist, beginnt sich in ihrem Bereich der Urmund zuerst als eine kleine, sichelförmig gekrümmte Rinne anzulegen. Es ist interessant und für die wichtige Frage des schon erwähnten Urmundschlusses von Wert, die erste Anlage und allmähliche Umbildung des Urmundes an ein und demselben Ei im Zusammenhang zu beobachten. Hierzu empfiehlt sich folgendes Verfahren (OSCAR HERTWIG):

Froscheier werden kurz nach der Befruchtung auf eine horizontale Glasplatte gebracht, auf welcher sie bald eine normale Stellung einnehmen und das weiße, schwerere Dotterfeld nach abwärts kehren. Sie werden hierauf in geeigneter Weise durch Auflegen einer zweiten Glasplatte ein wenig plattgedrückt und zugleich in ihrer Lage festgehalten. Durch diesen Eingriff wird die weitere Entwicklung nicht gehemmt, sofern man nur mit einiger Vorsicht verfährt.

Fig. 112. **Sagittalschnitt des Eies von Rana fusca mit erster Spur der Urmundanlage.** (Nach OSCAR SCHULTZE, 1900, Taf. XII, Fig. 7.) *d* Dotterzellen, die sich an der Decke emporschieben; *h* hintere, dünne Wand der Keimblase, an welcher die Urmundbildung *u* beginnt; *v* vordere, dickere Wand, *rz* Randzone.

Wenn die Urmundbildung ihren Anfang nimmt, muß man von Zeit zu Zeit das zwischen zwei Objektträgern fixierte Ei umkehren, so daß seine nach abwärts gekehrte Fläche, an der sich die fraglichen Entwicklungsprozesse abspielen, dem Beobachter zugewandt ist.

Man sieht dann, daß zuerst eine scharfe, schwarz pigmentierte Sichelrinne an einer kleinen Stelle an der unteren Fläche des Eies im Bereich der Randzone von GÖTTE oder dort entsteht, wo bei Rana fusca das helle Dotterfeld allmählich in den größeren pigmentierten Teil der Oberfläche übergeht (Fig. 113 C *u*); sie bezeichnet zugleich das Kopfende des Eies; denn nur in geringer Entfernung vor ihr bildet sich, wie an dem fixierten Ei leicht festzustellen ist, im weiteren Verlauf der Entwicklung der vordere quere Hirnwulst (Fig. 113 B). Eine auf der Sichelrinne senkrecht errichtete Linie fällt etwa mit der Längsachse des späteren Embryos zusammen.

Vom Ort ihres ersten Ursprungs dehnt sich die rinnenförmige Einstülpung nach links und rechts weiter aus, im Bogen der Randzone GÖTTEs folgend und das Dotterfeld umfassend (Fig. 113 A). Bald gewinnt sie die charakteristische Form eines Hufeisens. Während nun die freien Enden desselben fortfahren, sich durch weitere Ausdehnung der Einstülpung nach hinten zu vergrößern, hat auch der zuerst entstandene mittlere Teil der Rinne seine Lage verändert, wie man dadurch feststellen kann, daß man beim ersten Auftreten der Sichel mit Tusche eine Marke auf der Glasplatte anbringt. Es wächst nämlich der durch eine pigmentierte Linie sich absetzende Umschlagsrand des äußeren in das innere Keimblatt oder die vordere Urmundlippe allmählich von vorn nach hinten über das weiße Dotterfeld herüber. Dabei dehnen sich die Enden der hufeisenförmigen Rinne gleichfalls immer mehr

nach hinten aus, vereinigen sich schließlich an dem hinteren Rande des Dotterfeldes vis-à-vis der Stelle, wo die erste Urmundrinne entstanden war, und schließen das Hufeisen zu einem Ring. Anfangs ist derselbe noch weit, so daß ein ansehnlicher Teil des Dotterfeldes als Rusconischer Pfropf von außen zu sehen ist. Später wird er immer enger, indem die von vorn nach hinten sich vollziehende Überwachsung des Dotterfeldes ihren Fortgang nimmt (Fig. 113 D); noch später wandelt er sich in einen kaum wahrnehmbaren Spalt um (Fig. 113 B), der mit der Längsachse des Embryos zusammenfällt.

Beim Frosch sieht jetzt die gesamte Oberfläche des Keims, da sich die pigmentierten animalen Zellen auch über die vegetative Hälfte ausgebreitet haben, dunkelschwarz aus, mit Ausnahme des anfangs größeren, später kleineren Blastoporus, aus welchem ein Fortsatz unpigmentierter, vegetativer Zellen als Rusconischer Pfropf nach außen hervorleuchtet.

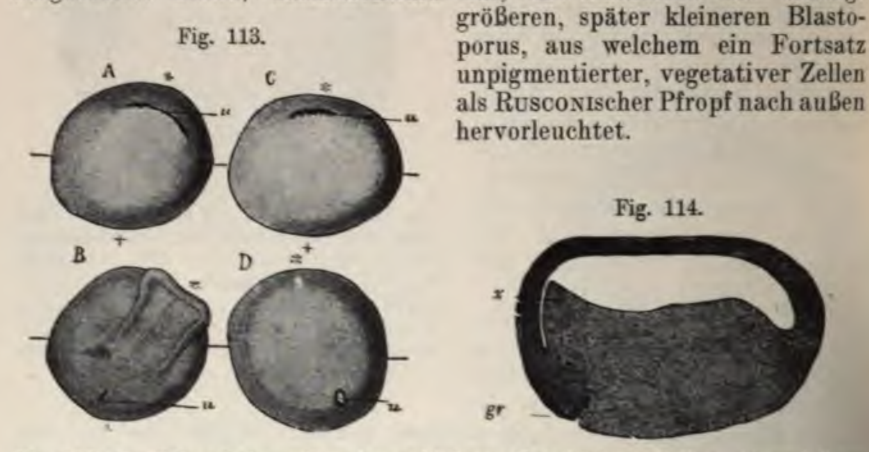


Fig. 113. **Zwei Froscheier auf zwei verschiedenen Entwicklungsstadien.** (A und C am Beginn der Gastrulation, B und D am Abschluß derselben.) Sie wurden bald nach der Befruchtung zwischen horizontalen Glasplatten komprimiert und dadurch in ihrer Lage fixiert. B älteres Stadium von A, D älteres Stadium von C; *u* Urmund; * Kopfende; + hinteres Ende des Eies. Nach O. Hertwig.

Fig. 114. **Sagittalschnitt durch ein Ei von Rana fusca, welches bald nach der Befruchtung zwischen zwei horizontal gelagerten Glasplatten gepreßt wurde.** Beginn der Gastrulation. Nach Hertwig. *gr* Gastrularinne; *x* in die Keimblasenhöhle vorspringender Keil von Dotterzellen.

Im Vergleich zum Tritonei bietet das etwas größere dotterreichere Froschei einige interessante Abweichungen hinsichtlich der inneren Vorgänge bei der Gastrulation dar. Zur Zeit, wo die sich eben markierende Sichelrinne noch wenig in die Tiefe einschneidet, haben sich schon die Dotterzellen vom Boden der Keimblase als Keil (x) weit in ihre Höhle hineingeschoben und ihrer Decke als inneres Keimblatt angelagert (Fig. 114). Im weiteren Verlauf wandern sie noch mehr an der Decke nach dem animalen Pol empor (Fig. 115); gleichzeitig vertieft sich von der Oberfläche her die Sichelrinne, schneidet gewissermaßen in den sich rascher vergrößernden Keil hinein und trennt ihn nach und nach in zwei Blätter, in die dorsale und in die ventrale Wand des Urdarmes.

Der seitlichen Vergrößerung der Sichelrinne voraneilend, breitet sich der keilförmige Fortsatz der Dotterzellen auch seitwärts von der Stelle seiner Anlage aus und schließt sich endlich zum Ring zur selben Zeit oder noch früher, als sich an der Oberfläche des Eies der hufeisen-

förmige zum ringförmigen Blastoporus umgewandelt hat. Dies zeigt der Medianschnitt durch ein Gastrulastadium (Fig. 115), wo vis-à-vis vom zuerst entstandenen Keil ein ebensolcher, nur wenig kleinerer Keil von der noch kaum markierten ventralen Urmundrinne (*vul*) aus in das Blastocöl vorgeschoben ist. Zu dieser Zeit ist an dem noch nicht unterwachsenen, ursprünglichen, dünnen Dach der Keimblase die Grenze, bis zu welcher der zugeschärfte Rand der Dotterzellen reicht, häufig durch eine schon von REMAK beobachtete ringförmige Furche markiert, welche OSCAR SCHULTZE wieder als Gastrulafurche genauer beschrieben und mit der Furche verglichen hat, an welcher sich auch bei der Keimblase des Kaninchens der Rand des inneren Keimblattes bei seiner Umwachsung äußerlich erkennen läßt.

In ihrem Endstadium bietet die Gastrulation beim Froschei zwei verschiedene Modifikationen dar, die durch noch unbekannte Faktoren bedingt werden. In dem einen Fall, welcher der häufigere zu sein scheint, gelangt sie in ähnlicher Weise wie beim Triton zum Abschluß, indem die von der dorsalen Urmundlippe aus einwachsende Zellmasse sich

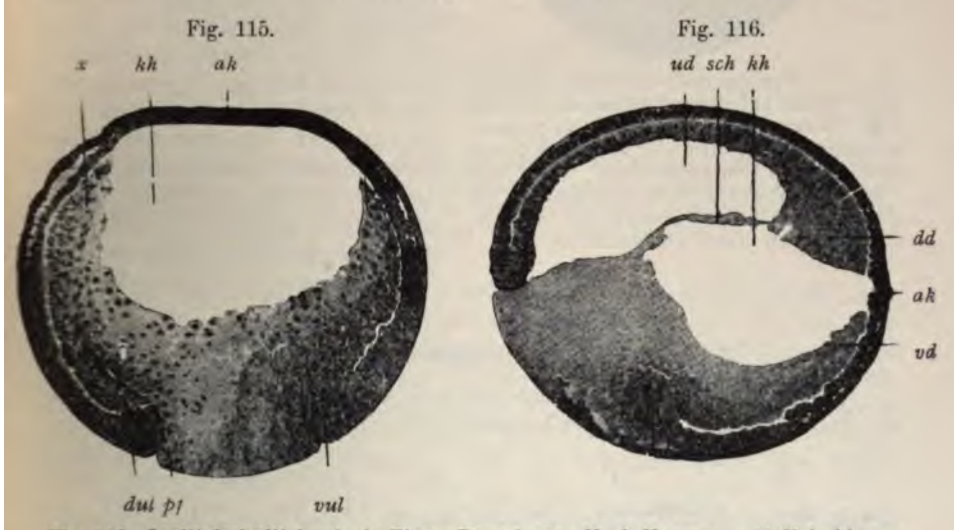


Fig. 115. **Sagittalschnitt durch ein Ei von Rana fusca.** Nach HERTWIG. *kh* Keimblasenhöhle; *x* der Decke entlang sich schiebender Keil von Dotterzellen, *dul*, *vul* dorsale und ventrale Urmundlippe; *pf* Dotterpfropf; *ak* äußeres Keimblatt.

Fig. 116. **Medianschnitt durch eine Gastrula des Frosches.** Nach HERTWIG. *ud* Urdarm, *kh* Keimblasenhöhle; *dd* und *vd* dorsal und ventral vorgeschobener Keil von Dotterzellen; *ak* äußeres Keimblatt.

ringsum der Decke der Keimblase anlegt und das Blastocöl unter ansehnlicher Erweiterung des zuerst spaltförmigen Urdarms verdrängt.

Bei der zweiten Modifikation (Fig. 116), auf welche gleichfalls OSCAR SCHULTZE beim Froschei die Aufmerksamkeit gelenkt hat, treffen die vom ringförmig gewordenen Blastoporus nach allen Seiten zu vorwachsenden Dotterzellen an der ursprünglichen Decke der Keimblase schon zu einer Zeit zusammen, wo die Urdarmhöhle (*ud*) noch von geringer Ausdehnung und das Blastocöl (*kh*) noch ziemlich groß ist. Dieses wird daher jetzt ringsum von Dotterzellen umgeben und wahrscheinlich infolge einer andersartigen Verteilung des eingestülpten Zellenmaterials vom Urdarm nur durch eine dünne Membran (*sch*) getrennt.

Hierauf tritt ein Zeitpunkt ein, wo die trennende Wand (*sch*) einreißt und Urdarm und Blastocöl in einen einzigen großen Raum zusammenfließen (Fig. 117).

Was beim Froschei nur gelegentlich vorkommt, scheint bei Amphibien mit sehr großen dotterreichen Eiern die Regel zu sein. VAN BAMBEKE beobachtete die Verschmelzung des sich bildenden Urdarms mit der Keimblasenhöhle durch Zerreißung einer dünnen Zwischenwand bei Pelobates fuscus, GASSER bei Alytes obstetricans, GRÖNROOS bei Salamandra maculata.



Fig. 117. **Medianschnitt durch eine Gastrula des Frosches auf einem Stadium, das sich an Fig. 116 anschließt.** *ak* äußeres Keimblatt; *df* freiliegendes Dotterfeld; *dd* und *vd* dorsal und ventral vorgeschobener Keil von Dotterzellen; *dul* dorsale Urmundlippe; *kh* Keimblasenhöhle; *ud* Urdarm; *sch* Scheidewand. Nach O. HERTWIG.

Der Vorgang ist besonders wichtig und beachtenswert, weil er geeignet ist, manche Eigentümlichkeiten in der Keimblattbildung bei den Amnioten aufzuklären. Infolgedessen hat BONNET den zum Urdarm noch hinzugezogenen Teil des Blastocöls mit einem besonderen Namen als Ergänzungshöhle und die sie begrenzenden Dotterzellen als Dotterentoderm von den dorsal und lateral gelegenen Wandzellen des ursprünglichen Urdarms, dem Protentoderm, unterschieden.

3. Dritter Typus. Selachier und Teleostier.

Viel stärker abgeändert als bei den Amphibien, doch immer noch so, daß man deutlich den Charakter der Einstülpung erkennen kann, sind bei den Selachiern die Prozesse, welche man als ihre Gastrulation zusammenfaßt. Was früher bei den Amphibien (Fig. 107) als Decke ihrer Keimblase beschrieben wurde, ist bei den Selachiern (Fig. 118) eine kleine Scheibe embryonaler Zellen (*kz*), welche mit ihrem Rand in die außerordentlich voluminöse und nicht in Zellen abgeteilte, aber kernhaltige Dottermasse (*dk*) übergeht. Diese entspricht den Dotterzellen (Fig. 107 *dz*) der Amphibien und stellt wie bei ihnen den Boden der Keimblasenhöhle (*B*) her. Keimscheibe und Dotter bilden also zusammen eine Blase mit einer verschwindend kleinen Höhle (*B*) und einer ungleich dicken und ungleich differenzierten Wan—

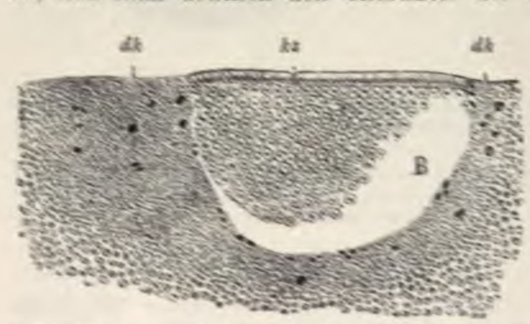


Fig. 118. **Medianschnitt durch eine Keimblase von Pristiurus.** Nach RÜCKERT. Rechts liegt das embryonale hintere Ende. *B* Keimblasenhöhle; *dk* Dotterkerne; *kz* Keimzellen.

dung. Ein sehr kleiner Teil der Wand, die Keimscheibe, besteht aus Zellen; der außerordentlich viel größere und dickere Abschnitt ist Dottermasse, die in der Umgebung der Höhle Kerne (*dk*) enthält, aber nicht in Zellen zerfallen ist.

Wie bei den Amphibien beginnt auch hier die Gastrulabildung an dem späteren hinteren Ende (*H*) des Embryos an einem Abschnitt der Übergangszone oder des Keimscheibenrandes, an welchem die oberflächlichsten Zellen Zylinderform angenommen haben und fest zusammengeschlossen sind (Fig. 118). An ihm entsteht, wie der Durchschnitt zeigt (Fig. 119), nach der Keimblasenhöhle (*B*) zu eine kleine Einstülpung, so daß ein kleiner Urdarm (*ud*) und ein spaltförmiger Urmund deutlich erkennbar werden.



Fig. 119. **Medianschnitt durch eine Keimblase von Pristiurus, an welcher die Gastrulaeinstülpung beginnt.** Nach Rückert. *ud* erste Anlage des Urdarms; *B* Keimblasenhöhle; *dk* Dotterkerne; *fd* feinkörniger Dotter; *gd* grobkörniger Dotter; *V* vorderer; *H* hinterer Rand der Keimblase.

Von dem Umschlagsrand oder der dorsalen Urmundlippe aus schiebt sich auch ein Keil rundlicher Embryonalzellen, wie bei den Amphibien, von vorn nach hinten in das Blastocöl vor und bildet unter der Decke, die sich mehr in der Fläche vergrößert und dünner wird, eine zweite Schicht. Diese lagert sich allmählich unter vollständigem Schwund der Keimblasenhöhle dem von Kernen durchsetzten Dotter (dem Dottersyncytium) dicht an. In ihr behalten ferner die Zellen ein lockeres Gefüge und eine rundliche Form, während sie hinten am Umschlagsrand, und soweit es hier zur Ausbildung einer Urdarmhöhle kommt, länger werden und sich zu einem Epithel fest zusammenschließen.

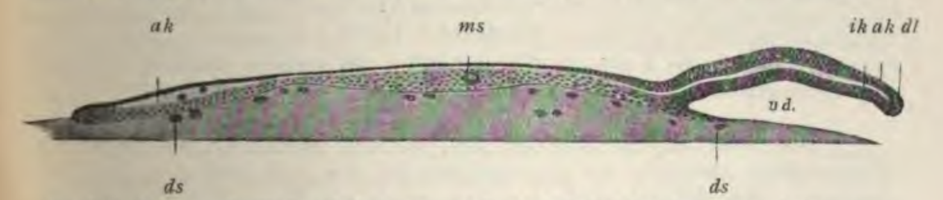


Fig. 120. **Medianschnitt durch die in Fig. 121 abgebildete Keimhaut.** Nach Ziegler. *ak* äußeres Keimblatt; *ik* inneres Keimblatt; *ud* Urdarm; *ds* Dottersyncytium; *dl* dorsale Urmundlippe; *ms* Mesenchym.

Rückert, Swaen und Ziegler haben die beiden so deutlich unterschiedenen Abschnitte mit besonderen Namen belegt und den epithelial gefügten, an der Decke des Urdarms gelegenen Teil als gastrales Entoderm, dagegen die Lage lockerer, das Dottersyncytium überziehender Zellen als Dotterentoderm bezeichnet. Auf späteren Stadien sind

die beiden Bezirke noch deutlicher unterscheidbar geworden, wie der Medianschnitt (Fig. 120) durch einen etwas älteren Keim lehrt, der bei Ansicht von oben in Fig. 121 abgebildet ist. Soweit die erheblich vergrößerte Urdarmhöhle reicht, ist ein fest zusammengefügtes Epithel, ein inneres Keimblatt, das gastrale Entoderm vorhanden und wesentlich verschieden von der zwischen äußerem Keimblatt und Dottersyncytium sich ausbreitenden Zellenschicht, die einen viel größeren Bezirk einnimmt.

Während im hinteren Bezirk das innere Keimblatt ganz offenbar durch Einstülpung vom Urmundrand aus entstanden ist, scheint mir die Genese der unteren Lage im vorderen Bezirk nach den vorliegenden Untersuchungen noch nicht festzustehen; es wäre dann wohl auch daran zu denken und die Frage zu prüfen, ob man es bei den Selachiern vielleicht nicht schon mit einer Formation zu tun hat, für welche im zehnten Kapitel der Begriff Mesenchym aufgestellt werden wird.

Die Einstülpung bleibt übrigens bei den Selachiern nicht allein auf eine kleine Stelle beschränkt, sondern dehnt sich bald weit über den hinteren und seitlichen Umfang des Keimscheibenrandes aus. Der Urmund erscheint alsdann als ein großer, halbkreis- oder hufeisenförmiger Spalt, dessen Konkavität nach vorn gerichtet ist, am zukünftigen hinteren Ende der Embryonalanlage. Bei der in Fig. 121 abgebildeten Keimscheibe reicht er bis zu der mit dem Buchstaben *mk* bezeichneten Linie.



Fig. 121. **Oberflächenbild der vom Dotter abgehobenen Keimhaut eines Selachiers (Torpedo ocellata).** Nach ZIEGLER. *kh* Keimblasenhöhle; *mk* Stelle, bis zu welcher am ganzen hinteren Rand entlang sich mittleres Keimblatt zu bilden beginnt; *rk* Randkerbe; *h* Hirnplatte.

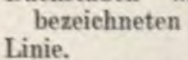




Fig. 122. **Ei von Scyllium canicula mit einem zelligen Keim,** der schon in zwei Keimblätter gesondert ist und am hinteren Randbezirk die erste Anlage der Medullarplatte zeigt. Photogramm des anatomisch-biologischen Instituts nach einem Präparat des Herrn JABLONOWSKI.

Die kolossale Mächtigkeit des Dotters bedingt einen wichtigen Unterschied zwischen der Gastrulabildung der Selachier und der Amphibien. Bei diesen wurde ziemlich rasch die Masse der Dotterzellen in den Urdarm aufgenommen und zur Begrenzung seiner ventralen Wand benutzt. Bei den Selachiern vollzieht sich die Aufnahme des Dotters in das Körperinnere erst sehr langsam (in einer später noch genauer darzustellenden Weise), so daß lange Zeit nur der Rücken der Gastrula aus zwei Zellschichten, die Bauchwand dagegen allein aus Dottermasse besteht.

Wie außerordentlich groß der Unterschied zwischen dem schon zweiblättrig gewordenen Keim und der ungeteilten Dottermasse ist,

zeigt in lehrreicher Weise das in Fig. 122 dargestellte Ei von Scyllium canicula.

An die Eier der Selachier schließen sich in ihrer ganzen Entwicklungsweise am meisten die Eier der Knochenfische an; immerhin aber bieten sie auch in diesem oder jenem Punkte ihre kleinen Besonderheiten dar, auf welche einzugehen uns hier indessen zu weit abführen würde.

4. Vierter Typus. Die Sauropsiden (Reptilien und Vögel).

Beim jetzigen Stand der gesamten Keimblattfrage wird man mit Recht voraussetzen dürfen, daß die Entwicklung des inneren Keimblattes bei den Reptilien und Vögeln im wesentlichen nach demselben Prinzip wie bei den Amphibien und Selachiern vor sich gehen wird. Es hat daher die ältere Ansicht, nach welcher sich die aus dem Furchungsprozeß entstandene Keimscheibe in ein oberes und ein unteres Blatt spalten soll (Pander, v. Baer, Remak, v. Kölliker u. a.), wohl bloß noch ein historisches Interesse. Denn die Annahme anderer Forscher (Haeckel, Götte, Rauper, Duval usw.), daß das untere Keimblatt auch in diesem Fall durch eine stark modifizierte Einstülpung entsteht, wird sich wohl in Zukunft als die richtige erweisen lassen; doch ist immerhin zu beachten, daß bis jetzt der Prozeß noch nicht in seinen Einzelheiten hat klargestellt werden können. Wie Bonnet ganz richtig hervorhebt, ist die Gastrulation der Amnioten sehr wesentlich abgeändert, „sie ist rudimentär geworden und bei manchen Arten fast bis zur Unkenntlichkeit reduziert. Ihre Reste sind nur durch den Vergleich mit der Gastrulation der Anamnier verständlich“. Namentlich ist die Entwicklungsgeschichte der Keimblätter beim Hühnerembryo, trotzdem sich die besten Forscher mit ihr beschäftigt haben, immer noch ein dunkler Punkt. Auch der Tatbestand, der für das Vogelei durch die Arbeiten von Duval eine Zeitlang gesichert erschien, ist neuerdings wieder durch Kionka, H. Virchow, Schauinsland, Nowak usw., wie mir scheint, in einigen Verhältnissen mit Recht in Frage gestellt worden. Die Lücken in unserer Kenntnis gerade an einem Objekt, welches in der Geschichte der Embryologie eine so hervorragende Rolle gespielt hat und geradezu als klassisches Untersuchungsobjekt bezeichnet worden ist, können Verwunderung erregen; sie werden aber weniger merkwürdig erscheinen, wenn man berücksichtigt, daß gerade für die ersten Stadien die Untersuchung des Keimes bei den großen dotterreichen Eiern mit recht großen technischen Schwierigkeiten verknüpft ist und daß es allein schon viel Mühe und Zeit kostet, eine Serie aufeinanderfolgender Stadien vom Gastrulationsprozeß zu gewinnen.

Obwohl die Eier der Sauropsiden wie diejenigen der Elasmobranchier und Teleostier meroblastisch sind, so besteht doch zwischen beiden Gruppen ein fundamentaler Unterschied, den Balfour in seinem Handbuch der vergleichenden Embryologie zuerst erkannt hat und den wir gleich von Anfang an scharf hervorheben wollen. Bei den Elasmobranchiern und Teleostiern bildet sich der Urmund, an welchem das äußere in das innere Keimblatt durch Umschlag übergeht, am hinteren Rande der Keimhaut. Infolgedessen ist der Embryo, der sich durch Sonderungsprozesse aus den Keimblättern immer deutlicher abgliedert, mit seinem hinteren Ende bis zur Zeit, wo die Schwanzknospe auftritt, mit dem hinteren Rande der Keimhaut verbunden; er entwickelt sich,

wie man das Verhältnis kurz ausdrücken kann, randständig. Bei den Sauropsiden dagegen hat der Rand der Keimhaut für die Entstehung des inneren Keimblattes gar keine Bedeutung und wird an keiner Stelle zum Urmundrand, was eine veränderte Lage des sich formierenden Embryos zu ihm zur Folge hat. Denn der Embryo entwickelt sich hier, wenn wir das Verhältnis wieder durch ein Schlagwort ausdrücken, mehr mittelständig, das heißt: in einiger Entfernung vom hinteren Keimhautrand.

Der Unterschied, der auf den ersten Blick nebensächlich erscheinen könnte, hat eine größere Tragweite, wie der weitere Verlauf der Entwicklung lehrt; denn er zieht eine ganze Reihe anderer, sehr auffälliger Unterschiede nach sich, mit denen wir uns noch im siebenten Kapitel in einem besonderen Abschnitt ausführlicher beschäftigen werden.

Die Reptilien (Eidechsen, Schlangen usw.) bieten dem Beobachter lehrreiche und deutlichere Befunde dar als die Vögel; schon bei der Flächenbetrachtung lassen sich wichtige Veränderungen erkennen, wenn man die zweckmäßig gehärtete Keimhaut vom Dotter abpräpariert und

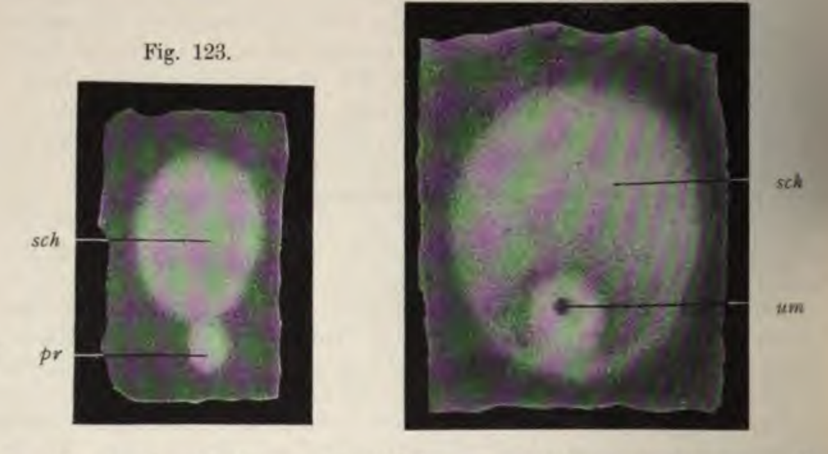


Fig. 123. **Embryonalschild mit Primitivplatte vom Embryo von Lacerta mur.** Nach WILL. *sch* Embryonalschild; *pr* Primitivplatte oder Urmundplatte.
Fig. 124. **Embryonalschild mit Primitivplatte und dellenförmiger Einstülpung von Lacerta mur.** Nach WILL. *sch* Embryonalschild; *um* Urmund.

auf schwarzem Grund untersucht. In ihrer Mitte ist dann zur Zeit, wo die Gastrulation anfängt, eine etwas weniger durchsichtige ovale Stelle zu sehen, welche auf schwarzem Grund weißlich erscheint (Fig. 123). Sie ist in Anknüpfung an die bei Säugetieren eingeführte Terminologie von KUPFFER das Embryonalschild genannt worden. Der Unterschied im Aussehen gegen die Umgebung wird dadurch hervorgerufen, daß im Bereich des Schildes die zum Epithel zusammengefügten Zellen der Keimhaut höher werden, erst kubisch, schließlich zylindrisch, während umgekehrt in der Peripherie die Zellen sich mehr abflachen und dadurch durchsichtiger werden. Bald ist an dem ovalen Schild auch ein vorderer und ein hinterer Rand zu erkennen. Denn an dem letzteren wird ein kleiner Vorsprung bemerkbar, der als eine undurchsichtige Stelle in den verdünnten Teil der Keimhaut hineinreicht, der Primiti-

n von MEHNERT, die Primitivplatte (*pr*) von WILL, Urmundplatte
NET). Sie ist der Ausgangspunkt und das Zentrum für die nächst-
nden Bildungsvorgänge. Denn auf ihrer Oberfläche erscheint als-
eine ganz flache Delle (Fig. 125), welche sich nach und nach zu
kleinen Grube (Fig. 126), der ersten Anlage des von KUPFFER
ichteten Urmundes vertieft. In dieser Zeit hat auch die Primitiv-
ihre Lage etwas verändert. Anfangs hinter dem Schild gelegen,
sie jetzt in ihn hinein und wird seitwärts von ihm umfaßt (Fig. 124).

Fig. 126.

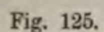


Fig. 125.





25. **Keimhaut der Natter mit Embryonalschild und grubenförmig vertiefter Primitivplatte.** Nach HERTWIG.
26. **Keimhaut der Natter mit Embryonalschild und vertiefter Primitivplatte.** Nach HERTWIG.

Das Sichtbarwerden der Primitivplatte ist ein Merkmal, daß die
icklung des inneren Keimblattes begonnen hat. Die Ursache
Bildung ist eine andere als beim Embryonalschild. Während
die Trübung auf der Umwandlung eines Bezirkes in ein Zylinder-
el beruht, wird sie dort, wie Längsschnitte lehren (Fig. 127—129),



127. **Medianschnitt durch eine Keimhaut mit Primitivplatte ohne Einstülpung Lacerta muralis.** Nach WELDON. *pr* Primitivplatte; *dl* dorsale Urmundlippe.

h eine sehr lebhafte Wucherung und Vermehrung der oberfläch-
n Zellen hervorgerufen, so daß ein dicker Knoten teils fester, teils
er verbundener Elemente entsteht. Die Primitivplatte zeigt uns
r ein Wachstumszentrum an, welches im weiteren Verlauf an Aus-
ung und Wichtigkeit immer mehr zunimmt. Ferner läßt sich,
ter die Keimhäute werden, um so deutlicher verfolgen, daß sich im

Anschluß an die durch Wucherung entstandene, verdickte Stelle die angrenzenden, im Blastocöl zerstreuten Zellen zu einer zweiten Schicht unter der Decke der Keimblase zusammenfügen (Fig. 127—129). Sie sind meist abgeplattet, von unregelmäßiger Form und verschiedener Größe und liegen lockerer als in der oberflächlichen Schicht, von welcher



Fig. 128. **Sagittalschnitt durch den Embryonalschnitt und die Primitivplatte eines Embryos von Platydactylus facetanus mit eben beginnender Einstülpung.** Nach WILL. *pr* Primitivplatte mit Grube, *dl* dorsale Urmundlippe; *pr'* hinterer Teil der Primitivplatte.

sie nur durch einen schmalen Zwischenraum getrennt sind. Die neu entstehende Schicht, welche am Anfang auf die Umgebung der Primitivplatte beschränkt ist, später sich peripher ausbreitet, ist das Paraderm oder Dotterblatt (KUPFFER, BONNET), das caenogenetische Entoderm WENKEBACHS (Lecitophor von VAN BENEDEN) oder das sekundäre Entoderm WILLS. Wir werden sie im folgenden einfach als unteres oder inneres Keimblatt bezeichnen; denn als solches gibt es sich sowohl durch seine Lage als auch durch seine weitere Bestimmung zu erkennen.

Äußeres und inneres Keimblatt sind durch einen Spalt getrennt bis auf die Primitivplatte, durch deren gewucherte Zellenmasse sie untereinander fest zusammenhängen. In dieser Beziehung zeigt die Primitivplatte ein Verhalten, wie die Urmundgegend bei den bis jetzt untersuchten Wirbeltieren. Daß sie ihr entspricht, beweist der weitere Verlauf, und zwar der Umstand, daß die Delle sich in eine tiefe Grube



Fig. 129. **Längsschnitt durch Embryonalschild und Primitivplatte der Natter mit kleiner Delle.** Nach HERTWIG. *pr* Primitivplatte; *dl* dorsale Urmundlippe; *k*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt; *st* Zellstränge unter der Keimhaut.

umwandelt (Fig. 130), daß die vordere Umrandung der Delle deutlich das Aussehen einer Urmundlippe annimmt (Fig. 128, 129 *dl*), und daß später von hier aus lange Zeit Zellen von außen nach innen einwandern und das Material für Chorda und Mesoderm liefern. An Längsdurchschnitten durch die Primitivplatte der Natter (Fig. 129), sowie an vielen entsprechenden Figuren des Gecko usw. (Fig. 128) kann man erkennen, daß am Grund der Delle die Zellen in die Länge gezogen und in Kurven

gestellt sind, in gleicher Weise wie am Urmundrand der Elasmobranchier und Amphibien.

Übrigens prägt sich im weiteren Verlauf der Umschlagsrand oder die dorsale Urmundlippe so deutlich aus, daß jeder Zweifel schwinden muß (Fig. 130 *y*).

Obwohl die Entstehung des inneren Keimblattes bei den Reptilien ohne Frage sehr erheblich von der Gastrulation des Amphioxus und der Amphibien abweicht, so glauben wir sie doch als eine solche deuten zu dürfen, teils gestützt auf den Nachweis eines Umschlagsrandes und einer Delle, die sich später zu einer Grube vertieft, teils auch im Hinblick darauf, daß gewisse Eigentümlichkeiten in der Keimblattbildung der Amphibien gewissermaßen eine Brücke zu den noch mehr abgeänderten Befunden der Reptilien bilden. Denn wie schon früher betont wurde, breiten sich beim Frosch die Dotterzellen an der Decke der Keimblase (Fig. 114) zur Formation des inneren Blattes schon zu einer Zeit aus,

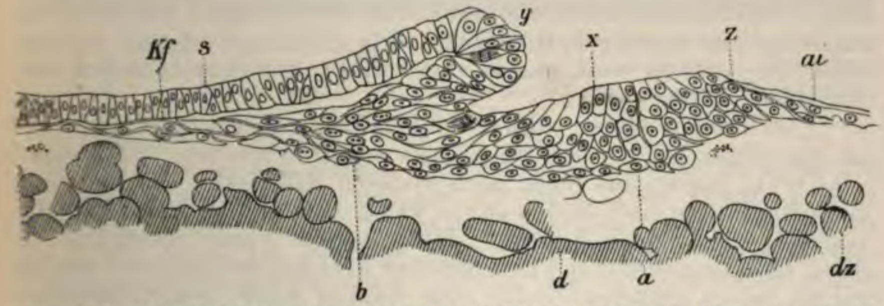


Fig. 130. **Medianer Längsschnitt durch das Gastrulastadium vom Gecko, dessen Urdarmeinstülpung die Richtung nach vorn nimmt.** (Stadium III.) Nach Will. Die Urdarmeinstülpung setzt sich in einen langen Kopffortsatz fort. Unterhalb der Primitivplatte machen sich die ersten Anfänge eines sekundären Entoderms (bei *a* und *b*) bemerkbar. *Kf* der sich später zum Urdarm aushöhlende Kopffortsatz; *s* Embryonalschild; *z* hintere Urmundlippe; *y* vordere Urmundlippe; *x* Grenze zwischen der an der Urdarmeinstülpung teilnehmenden Urdarmplatte und dem seine oberflächliche Lage bewahrenden Entodermpfropf; *ai* Area intermedia; *d* ungefurchter Dotter; *dz* Dotterzellen.

wo die Urmundrinne noch an der Oberfläche kaum einschneidet. Dabei liefern Tritonen, Frösche, Salamandra mac. und Cöcilien eine Reihe, in welcher das Auftreten einer Einstülpungshöhle immer unansehnlicher wird, während die vegetativen Zellen die Keimblasendecke unterwachsen und das innere Keimblatt erzeugen. An das Ende dieser Reihe fügen sich nach meiner Meinung die Reptilien an und an diese wieder die Vögel, bei welchen eine Einstülpungshöhle und ein Urmundrand noch weniger zu erkennen sind.

Die Untersuchung der Entwicklung des inneren Keimblattes stößt bei den Vögeln und besonders beim Hühnerembryo, welcher ja für diese Zwecke gewöhnlich benutzt wird, auf große Schwierigkeiten. Die Gastrulation geht hier nach der Ablage des Eies in den ersten 12 Brütstunden vor sich. Zu dieser Zeit läßt sich die Keimscheibe wegen ihrer geringen Größe und ihres innigen Zusammenhanges mit dem ungeteilten Nahrungsdotter von diesem nicht abtrennen, wie es später geschieht, ohne mancherlei zu verändern oder zu zerstören. Es muß daher der große Eidotter im ganzen gehärtet, und nach der Härtung muß der Keim mit dem nächst angrenzenden Dotter zur weiteren Untersuchung mit

dem Rasiermesser abgetrennt werden. Bei dem Studium der Oberfläche mit der Lupe sind aber an dem so gehärteten Ei klar ausgeprägte, feinere Organisationsverhältnisse, an denen man sich über vorderen und hinteren Rand der Keimscheibe orientieren könnte, in der Zeit vor dem ersten Erscheinen des Primitivstreifens nicht wahrzunehmen. Die hierauf bezüglichen Angaben von KOLLER haben von späteren Untersuchern zum Teil nicht bestätigt werden können. Das ist aber wieder ein großes Hindernis für die Anfertigung brauchbarer Schnittserien. Denn für das erfolgreiche Studium von Durchschnitten ist es wichtig, daß sie entweder genau in der Längs- oder in der Querrichtung durch den Keim hindurchgelegt werden. Allerdings bietet einen, wenn auch mangelhaften Ersatz für das fehlende Oberflächenrelief eine von KUPFFER, KOLLER, GERLACH, DUVAL u. a. aufgestellte Regel, nach welcher man sich einigermaßen über das vordere und hintere Ende, die linke und rechte Seite der Embryonalanlage orientieren kann. Wenn man ein Ei so vor sich hinlegt, daß der stumpfe Pol nach links, der spitze nach rechts sieht, so zerlegt eine die beiden Pole verbindende Linie die Keimscheibe in eine dem Beobachter zugekehrte Hälfte, welche zum hinteren Ende des Embryos wird, und in eine vordere, zum Kopfende sich entwickelnde Hälfte.

Am frisch gelegten, noch nicht bebrüteten Ei erscheint der Keim als ein weißer Fleck von etwa $3\frac{1}{2}$—4 mm Durchmesser. Er besteht, wie DUVAL angibt, aus einem noch weißeren Randbezirk von der Form eines Ringes, der nach hinten zu ein wenig dicker als vorn ist, und eine zentrale, mehr durchscheinende, daher lichtere Partie einschließt; in dieser sieht man wieder den PANDERschen Kern durchschimmern, welcher gemäß seiner größeren Dichte den Anblick eines undurchsichtigen, weißen Körpers erzeugt. Von vielen Forschern werden schon jetzt das hellere Zentrum und der es einschließende, undurchsichtige Ring der Keimhaut als heller und dunkler Fruchthof (Area pellucida und Area opaca) unterschieden, während DUVAL diese Bezeichnungen erst von einem vorgerückteren Stadium, wenn infolge der Bebrütung in der Mitte unter der Keimhaut ein größerer, mit Flüssigkeit erfüllter Hohlraum entstanden ist, gelten lassen will.

Auf dem Durchschnitt untersucht, besteht die Keimhaut aus mehreren Zellenlagen, die sich in ihrer Beschaffenheit voneinander unterscheiden. Die an der Oberfläche angrenzenden Zellen sind zu einer festen Membran untereinander verbunden; sie sind kubisch oder zylindrisch und sind in dem mittleren Bezirk der Keimhaut durch einen feinen Spalt von den tieferen Zellenlagen getrennt, nach dem Randbezirk dagegen nicht scharf von ihnen abzugrenzen. Die darunter gelegenen Zellen zeigen ein minder beständiges Verhalten und verschiedene Form und Größe; viele sind kuglig; je mehr das Ei in der Entwicklung noch zurück ist, um so lockerer und unregelmäßiger liegen sie zusammen, in kleinen Gruppen und in Strängen, die eine Art Netzwerk bilden. In der Mitte der Scheibe ist die untere Schicht dünner und breitet sich über einer kleinen Höhle aus, die sie vom weißen Dotter des PANDERschen Kerns trennt und Keimhöhle oder subgerminale Höhle (cavité sousgerminale, DUVAL) heißt. In der Höhle finden sich vereinzelte größere oder kleinere, runde Furchungskugeln, die zum Teil dem weißen Dotterboden aufliegen. Dieser schließt eine Anzahl Kerne ein, die dem zentralen Dottersyncytium VIRCHOWS angehören. Nach dem Randbezirk zu (Area opaca) wird die untere Schicht dicker und liegt

unmittelbar dem weißen Dotter auf, in welchem ebenfalls Kerne eingestreut sind und das periphere Dottersyncytium (H. VIRCHOW) bilden.

Den gesamten, etwas verdickten, zelligen Rand der Keimhaut hat man Randwulst (GÖTTE) oder Keimwulst (KÖLLIKER), (bourrelet blastodermique, DUVAL) genannt. Der Randwulst ist in dem Teil der Peripherie der Keimhaut, welcher dem späteren, hinteren Ende des Embryos entspricht, nicht unerheblich dicker als im vorderen Umfang.

Nach meiner Ansicht kann man einen derart beschaffenen Keim noch nicht als einen zweiblätterigen bezeichnen, wie es seit REMAK von manchen Forschern geschehen ist. Vielmehr glaube ich, daß das



Fig. 131. **Sagittaler Durchschnitt durch die Keimhaut eines Hühnchens einige Stunden nach Beginn der Bebrütung.** Nach HERTWIG. *ak*, *ik* äußeres und inneres Keimblatt; *vz* isolierte vegetative Zellen; *ak*¹ Bezirk des äußeren Keimblattes, in dem das innere noch fehlt.

Hühnerei von der angegebenen Beschaffenheit sich erst am Ende des Blastulastadiums befindet, daß also die obere, fester gefügte Schicht kubischer Zellen der aus animalen Elementen zusammengesetzten Decke der Keimblase, der enge Spalt unter ihr der Furchungs- resp. Keimblasenhöhle und die locker unter ihr und auf dem weißen Dotter liegenden vegetativen Zellen dem Boden der Keimblase zu vergleichen sind. Ein inneres Keimblatt ist von dem Zeitpunkt an vorhanden, wenn sich die zuvor locker verteilten und meist kugeligen Zellen zu einer wirklichen Membran fester zusammengeordnet haben, wobei sie stark abgeplattet werden. Zuweilen nimmt diese Umwandlung schon vor der Bebrütung ihren Anfang, in anderen Fällen ist sie ihre erste Folge.



Fig. 132. **Ein Stück der Keimhaut von Fig. 131 aus dem Bezirk, wo das innere Blatt mit freiem Rand aufhört, stärker vergrößert.** Nach HERTWIG.

Inwieweit dieser Vorgang als eine Gastrulation aufgefaßt werden kann, ist eine noch strittige und schwer zu beantwortende Frage. Der objektive Befund, der sich einige Zeit, nachdem die Entwicklung des inneren Blattes im oben präzisierten Sinne begonnen hat, dem Beobachter auf Längs- und Querschnitten darbietet, ist folgender:

Im hinteren Bereich des hellen Fruchthofes (Fig. 131 und 132) findet sich bald in geringerer, bald in größerer Ausdehnung unter der Lage kubischer oder zylindrischer Zellen, dem äußeren Keimblatt (*ak*), durch einen scharfen Spalt von ihm getrennt, ein dünnes Häutchen abgeplatteter Zellen (*ik*), das Entoderm. Zwischen ihm und dem Dotterboden — also in der Urdarmhöhle — liegen zerstreut einzelne kuglige

Embryonalzellen, darunter auch größere, dotterhaltige Kugeln, die **Megasphären** von HIS. Diese haben nicht den Formwert von Zellen, da auf keine Weise in ihnen Kerne sichtbar zu machen sind; sie sind daher nichts anderes als vom Dotter abgelöste, kugelige Ballen, die wohl allmählich zur Ernährung der Zellen der Keimblätter aufgebraucht werden.

Wie sich an Längsschnitten feststellen läßt, hängt das innere Blatt nach hinten zu mit dem Randwulst zusammen (Fig. 131), etwa der Gegend entsprechend, wo heller und dunkler Hof ineinander übergehen, so daß von hier an die Unterscheidung zweier Keimblätter nicht mehr möglich ist. Nach vorn hört das untere Blatt mit freiem, unregelmäßigem Rand auf (Fig. 131 und 132), so daß im vorderen Bereich des hellen Fruchthofes sich das Ektoderm bis zum vorderen Randwulst hin unmittelbar über einer Höhle ausbreitet, welche man als Keimblasenhöhle bezeichnen und nach hinten in die Urdarmhöhle verfolgen kann. Wie auf früheren Stadien, sind unter ihm und auf dem Dotterboden einzelne Embryonalzellen und Megasphären bald spärlicher, bald reichlicher verteilt. Querschnittserien liefern entsprechende Bilder und lehren, daß auch vorn und seitlich das innere Blatt mit freiem Rand aufhört.

Auf die Frage, in welcher Weise wohl das innere Blatt entstanden ist, läßt sich antworten, daß die blattartige Anordnung der zuvor locker verteilten Zellen von dem hinteren Umfang des Randwulstes, und zwar von seinem inneren Rand ausgeht, wo der helle Fruchthof beginnt, und daß sie von hier nach vorn fortschreitet. Die Region, wo beide Keimblätter in einer gemeinsamen, dickeren Zellmasse verschmolzen sind, würde der Primitivplatte der Reptilien entsprechen, wie denn überhaupt die Befunde bei den Vögeln von den Befunden bei den Reptilien herzuleiten sind. Rinnenbildungen sind beim Hühnerembryo in der betreffenden Gegend zuweilen beobachtet worden (Sichelrinne von KOLLER, KUPFFER). Die Ausbreitung des primären, inneren Keimblattes mit einem freien, vorderen und seitlichen Rand erinnert an das gleiche Verhältnis bei den Säugetieren.

Wenn man die angegebene Bildungsweise des inneren Keimblattes eine Gastrulation nennen will, so ist jedenfalls der Vorgang noch mehr als bei den Reptilien stark modifiziert und nicht mehr als ein Einstülpungsprozeß zu erkennen.

5. Fünfter Typus. Die Säugetiere.

Noch schwieriger als beim Hühnerembryo ist die **Keimblattentwicklung der Säugetiere** in ihrem Detail festzustellen und auf die Gastrulation der übrigen Wirbeltiere zurückzuführen. Durch die mühsame Untersuchung dieser Verhältnisse hatte sich in früheren Zeiten BISCHOFF besondere Verdienste erworben, später sind ihm HENSEN, LIEBERKÜHN, VAN BENEDEN, KÖLLIKER, HEAPE, SELENKA, RABL, BONNET, HUBRECHT, KEIBEL, ASHETON, DUVAL gefolgt. Das hierbei benutzte Untersuchungsobjekt, welches wir auch unserer Darstellung zugrunde legen wollen, ist gewöhnlich das Kaninchen gewesen; außerdem sind noch Fledermaus, Maulwurf, Schwein, Schaf, Igel, Beuteltier usw. untersucht worden.

Während das Ei der Säugetiere im Eileiter durch die Flimmerbewegung des Epithels langsam nach der Gebärmutter hingetrieben

wird, ist es durch den Furchungsprozeß in einen kugligen Haufen kleiner Zellen zerlegt worden (Fig. 133). Darauf entsteht in seinem Innern durch Abscheidung einer Flüssigkeit eine kleine, spaltförmige Furchungshöhle (Fig. 134). Der Keim ist somit in das Blasen- oder Blastulastadium eingetreten. Die Wand der Keimblase (der Vesicula blastodermica) wird, wie schon seit BISCHOFFS Arbeiten bekannt ist, aus einer einzigen Lage mosaikartig angeordneter, polygonaler Zellen gebildet, einen kleinen Bezirk ausgenommen. Hier ist die Wand durch einen Haufen etwas körnchenreicherer und dunklerer Zellen verdickt, welche einen in die Furchungshöhle vorspringenden Höcker, den Embryonalknoten, bedingen.



Fig. 133. **Kaninchenei, vielzelliges Stadium,** nach VAN BENEDEN. (VAN BENEDEN hat dieses Stadium als Metagastrula gedeutet. Bei dieser Auffassung bedeuten: *ak* äußeres Keimblatt; *ik* inneres; *um* Zelle am Rand des Blastoporus.)

In einigen Ordnungen der Säugetiere erreicht die Keimblase im ganzen einen mäßigen Umfang, wie z. B. bei der Fledermaus und Spitzmaus, von welchen ich zwei Abbildungen (Fig. 135 und 136) nach DUVAL und nach HUBRECHT gebe. Bei den meisten Arten aber beginnt sie sich durch

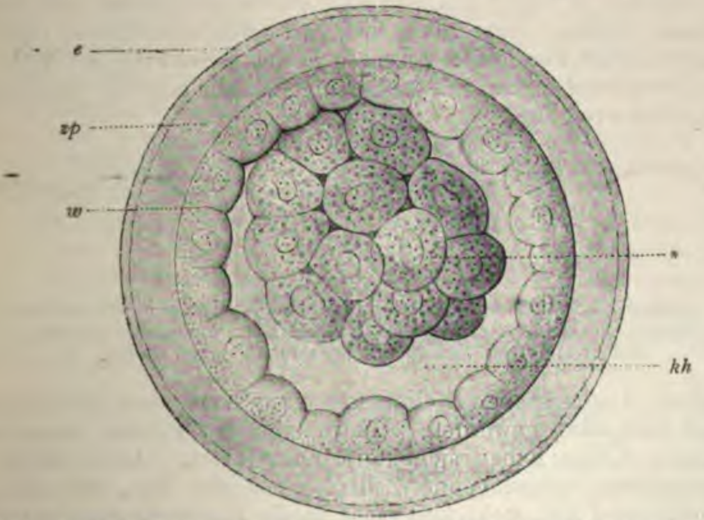


Fig. 134. **Junge Keimblase eines Kanincheneies.** Nach E. VAN BENEDEN. *e* Eiweißhülle; *zp* Zona pellucida; *w* aus einfacher Zellenlage aufgebaute Wand der Keimblase; *kh* Furchungshöhle, die sich allmählich zur Keimblasenhöhle erweitert. * Haufen von Embryonalzellen.

Aufnahme von Flüssigkeit, welche aus der anliegenden Uteruswand resorbiert wird, außerordentlich zu vergrößern. Hierbei wird natürlich auch die Zona pellucida verändert und zu einem dünnen Häut-

chen ausgedehnt. Vom Embryonalknoten ist der verdünnte Teil der Keimblasenwand als Trophoblast unterschieden worden. HUBRECHT hat diesen Namen eingeführt, weil die dünne Epithelmembran eine Rolle bei der intrauterinen Ernährung des sich entwickelnden Keimes spielt und dadurch einen Ersatz für den Dotter liefert, mit welchem das Säugetierei in so geringem Maße ausgestattet ist. Bei ihrer dichten Anlagerung an die Schleimhaut des Uterus kann sie aus dieser flüssige Nährstoffe resorbieren und an das Blastocöl abgeben. Daher ist denn auch die in der Keimblase enthaltene Flüssigkeit, welche sich von Tag zu Tag vermehrt, reichlich mit gelöstem Eiweiß versehen, das bei Zusatz von Alkohol zur körnigen Gerinnung gebracht wird.

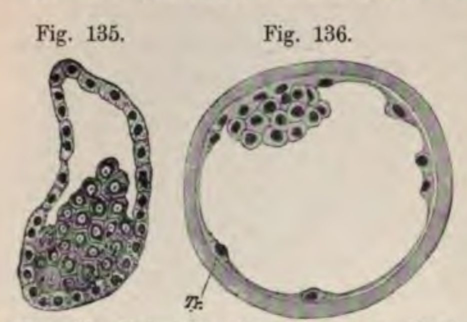


Fig. 135. **Keimblase der Fledermaus.** Nach DUVAL.
Fig. 136. **Keimblase von Sorex vulgaris.** Nach HUBRECHT.

Während beim Kaninchen wie bei vielen anderen Säugetieren, bei Beuteltieren, bei Primaten, beim Menschen usw. die Keimblase kugelig bleibt und nach wenigen Tagen einen Durchmesser von 1 mm erreicht, wächst sie bei den Wiederkäuern, bei Schweinearten u. a. zu einem außerordentlich langen und feinen Schlauch aus, der sich in den Hörnern des Uterus bicornis einbettet. Ein solcher ist vom Schaf in Fig. 137 auf zwei Drittel verkleinert dargestellt, nach einem Präparat von BONNET, welches 12 Tage 2 Stunden nach der Begattung aus dem Uterushorn isoliert wurde. Eine noch viel beträchtlichere Länge erreichen die fast fadenartig werdenden Eischläuche beim Schwein, die sich vielfach im Uterushorn falten und in Schlingen legen und nur mit Geduld herauszupräparieren sind.

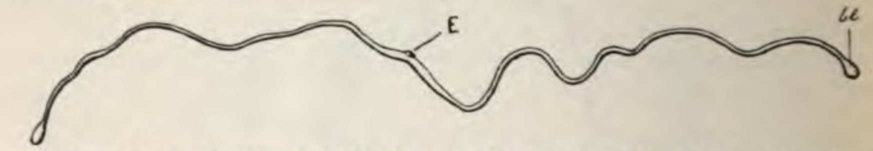


Fig. 137. **Langer Eischlauch des Schafes.** 12 Tage 2¼ Stunde nach der Begattung, auf zwei Drittel verkleinert. Nach BONNET. *E* Embryonalschild; *bl* blasenartige Erweiterung des Schlauches an seinen beiden Enden.

An den 1 mm großen Keimblasen vom Kaninchen (Fig. 138) ist die Wand sehr dünn geworden. Die in einfacher Schicht mosaikartig angeordneten Zellen haben sich stark abgeplattet. Auch der in die Keimblasenhöhle vorspringende Zellenhöcker von Fig. 134 hat sich umgewandelt und sich mehr und mehr in die Fläche zu einer scheibenförmigen Platte ausgebreitet, welche sich mit zugeschärftem Rand allmählich in den verdünnten Wandteil der Keimblase fortsetzt. An der Platte spielen sich die weiteren Entwicklungsprozesse in erster Linie ab. Ihre oberflächlichsten Zellen sind zu dünnen Schüppchen abgeplattet, wie sie auch sonst die Wand der Blase bilden, ihre anderen zwei- bis dreifach übereinander gelagerten Elemente dagegen sind größer und protoplasmareicher.

Bis hierher befindet sich das Ei der Säugetiere noch auf dem Keimblasenstadium; es besteht überall aus einem einzigen Keimblatt. Denn gegen die Ansicht, die von manchen Seiten aufgestellt ist, daß die verdickte Stelle jetzt bereits zweiblätterig sei, und daß die nach außen gelegenen platten Zellen das äußere Keimblatt und die darunter folgenden, protoplasmareicheren Zellen das innere Keimblatt darstellen, spricht erstens die Tatsache, daß die abgeplatteten und die dickeren Zellenlagen fest zusammenhängen und auch nicht durch den kleinsten Spaltraum voneinander abgesetzt sind, und zweitens der weitere Verlauf der Entwicklung.

Die Lehre, daß bei den Säugetieren die Gastrulation schon in sehr früher Zeit, beim Kaninchen 70 Stunden nach der Begattung, stattfinde, hat VAN BENEDEN aufgestellt. Er deutete das in Fig. 133 abgebildete Entwicklungsstadium als Metagastrula, indem er in einer äußeren, einfachen Lage kubischer Zellen das Ektoderm (*ak*) und in einem zentral gelegenen Haufen von dunkleren, mit Dotterkörnchen reichlicher durchsetzten Zellen das Entoderm (*ik*) erblickte. Da ferner die inneren Zellen von der oberflächlichen Schicht an einer kleinen Stelle unbedeckt bleiben, glaubte er in dieser den Blastoporus aufgefunden zu haben. Wenn nun auch die Beobachtungen ohne Zweifel richtig sind, da SELENKA, HEAPE, HUBRECHT und DUVAL an anderen Objekten ähnliches gesehen haben, so spricht doch der weitere Verlauf der Entwicklung gegen die Deutung.

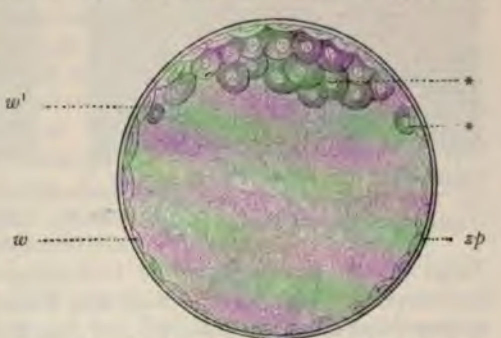


Fig. 138. **Ältere Keimblase eines Kaninchens.** Nach E. VAN BENEDEN. *zp* Zona pellucida; *w* einfache, noch mehr als in Fig. 134 verdünnte Wand der Keimblase; * Haufen der Embryonalzellen von Fig. 134, abgeplattet zu einer Scheibe, die den abgeplatteten Zellen der Blasenwand *w'* ganz anliegt.

VAN BENEDEN hat sie daher später selbst wieder aufgegeben, als er sich mit den nachfolgenden Stadien eingehender beschäftigte; dagegen ist jetzt neuerdings wieder DUVAL auf Grund seiner Untersuchungen der Embryologie der Fledermäuse für die Lehre von der Metagastrula energisch eingetreten und hat sie zur Grundlage seiner Lehre von der Keimblattbildung der Säugetiere gemacht.

Zwei Keimblätter treten erst an Kanincheneiern auf, die schon mehr als 1 mm Durchmesser besitzen und etwa 5 Tage alt sind. An der Stelle, wo früher die Zellenplatte lag, beobachtet man bei der Betrachtung von der Fläche einen weißlichen Fleck, der anfangs rund, später oval und birnförmig wird. Wir nennen ihn im Anschluß an ältere Autoren und an BONNET den Embryonalschild oder bloß Schild (Area embryonalis oder Embryonalfleck, KÖLLIKER). Von ihm allein nehmen in der nächsten Zeit alle weiteren Bildungsprozesse ihren Ausgang; von hier aus bildet sich eine deutlich gesonderte zweite Zellenschicht, das innere Keimblatt. Bei Betrachtung von der Fläche grenzt sich der Schild, wie die einem Hundeei entnommene Figur (139) zeigt, sowohl im frischen Zustand als auch nach Härtung und Färbung von

ihrer Umgebung ziemlich scharf ab; zuweilen läßt sich an seinem hinteren Rand eine kleine Einkerbung (*k*) erkennen. Seine dunklere Beschaffenheit rührt daher, daß das äußere Keimblatt in seinem Bereich erheblich verdickt (Fig. 140) und aus kubischen oder zylindrischen Zellen zusammengesetzt ist, die an seinem Rand plötzlich niedriger werden und in die außerordentlich abgeplatteten, großen, polygonalen Elemente der übrigen Keimblasenwand übergehen.



Fig. 139. **Embryonalschild mit Randkerbe von einem Hundeei, 16 Tage nach der Begattung.** Nach Bonnet. *k* Randkerbe.

In seiner histologischen Beschaffenheit bietet der Embryonalschild beim Kaninchen, sowie überhaupt bei den Nagetieren und einigen anderen Säugetierarten die Besonderheit dar, daß er neben der beim Hundeei allein vorkommenden Lage kubischer oder zylindrischer Zellen noch eine ihr dicht aufgelagerte Schicht großer, abgeplatteter Zellen besitzt (Fig. 141 *rz*). Von Rauber und van Beneden unabhängig entdeckt, wird sie gewöhnlich als die Raubersche Deckschicht aufgeführt. Beim Kaninchen beginnt sie frühzeitig, ohne Spuren zu hinterlassen, zu verschwinden, sei es, daß die Deckzellen zerfallen und zugrunde gehen (Rauber, Kölliker), sei es, daß sie, ihre Form verändernd, sich zwischen die Elemente der Grundschicht hineinschieben (Balfour, Heape). Bei anderen Nagetieren jedoch spielen sie eine Rolle bei der Umkehr (Inversion) der Keimblätter, wie später noch besprochen werden wird.



Fig. 140. **Querschnitt durch den Embryonalschild eines Hundeeies, 11 Tage nach der letzten Begattung.** Nach Bonnet. *ak*, *ik* äußeres und inneres Keimblatt; *sch* Embryonalschild; *h* Höhle in dem Embryonalschild.



Fig. 141. **Schnitt durch den Embryonalschild eines Kaninchens, 5 Tage nach der Empfängnis.** Nach Kölliker. Bezeichnungen wie in Fig. 140. *rz* Raubersche Zellen.

Das untere Keimblatt, welches im Bereich des Embryonalschildes entsteht (Fig. 140 u. 141), ist eine einzige Lage großer, stark abgeplatteter Zellen; es besitzt in ähnlicher Weise, wie es schon für den Hühnerembryo beschrieben wurde, längere Zeit einen freien, unregelmäßigen gezackten Rand, über welchen hinaus die Wand der Keimblase

nur aus dem dünnen, äußeren Keimblatt besteht. Von seinem Ursprungsort vergrößert es sich langsam immer weiter nach dem entgegengesetzten Pol zu, indem von seinem Rand aus einzelne Elemente gleich Wanderzellen weiter vordringen.

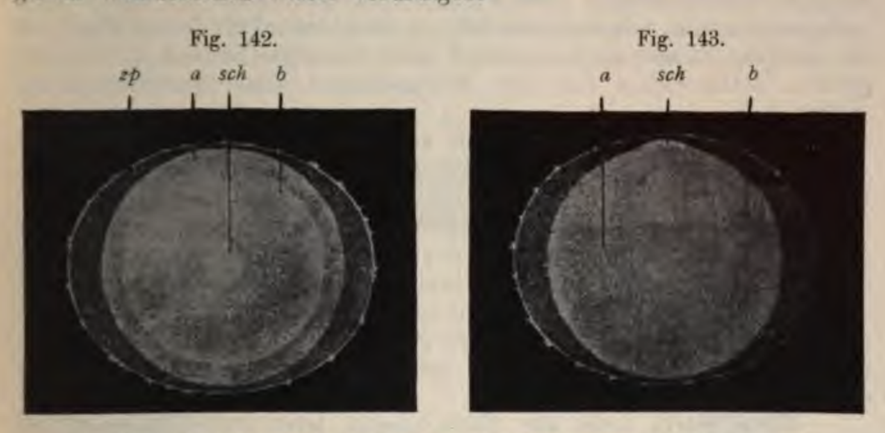


Fig. 142. **Ein 7 Tage altes Kaninchenei, von oben gesehen.** Nach BISCHOFF.
Fig. 143. **Dasselbe in seitlicher Ansicht.** Nach BISCHOFF. *a* einblätteriger, *b* doppelblätteriger Bezirk der Blasenwand; *sch* Embryonalschild; *zp* Zona pellucida.

Zur Illustration dieser Verhältnisse dienen die drei Figuren (142, 143 und 144), welche ein Kaninchenei von 7 Tagen in zwei verschiedenen Ansichten und ein etwas älteres Stadium darstellen. Bei seitlicher Ansicht (Fig. 143) kann man drei Bezirke an der Keimblase unterscheiden: 1. den Schild (*sch*), 2. einen die obere Hälfte der Blase einnehmenden Bezirk (*b*), in welchem die Wand noch zweiblätterig ist, aber die Zellen des äußeren und inneren Keimblattes stark abgeplattet sind, und 3. einen Abschnitt (*a*), wo die Blasenwand nur von dem äußeren Keimblatt gebildet wird. An der älteren Keimblase (Fig. 144) hat sich der zweiblätterige Bezirk über den Äquator hinaus um ein ansehnliches Stück weiter ausgebreitet. In Fig. 142 sind die drei Bezirke in der Ansicht von oben zu sehen.

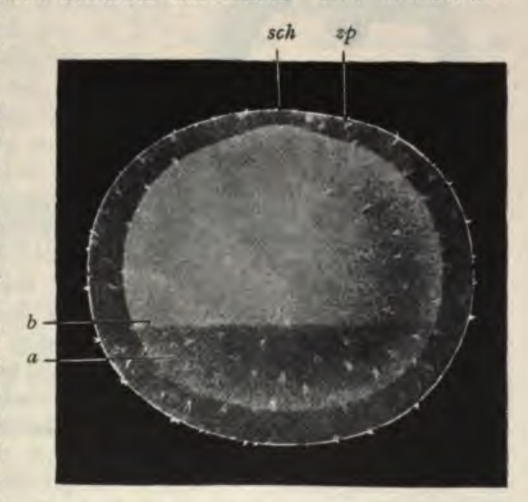


Fig. 144. **Ein etwas älteres Kaninchenei als das in Fig. 143 dargestellte in seitlicher Ansicht.** Nach BISCHOFF. *a* einblätteriger, *b* doppelblätteriger Bezirk der Blasenwand; *sch* Embryonalschild; *zp* Zona pellucida.

Es erhebt sich jetzt die wichtige Frage, in welcher Weise sich bei den Säugetieren die zweiblätterige aus der einblätterigen Anlage entwickelt. Nach der Kleinheit des Eies, nach dem Verlauf des Furchungsprozesses und nach der Beschaffenheit der Keimblase, die eine große, mit Flüssigkeit erfüllte Höhle einschließt und nur von einer

dünnen Zellenlage umgrenzt wird, könnte man erwarten, daß die Gastrulabildung in ähnlicher Weise wie beim Amphioxus vor sich gehen und die eine Hälfte der Blasenwand gegen die andere zum Becher eingestülpt werden müßte. Das ist nun aber keineswegs der Fall. Vielmehr deuten alle bekannt gewordenen Erscheinungen darauf hin, daß die Eier der Säugetiere hinsichtlich ihrer Keimblattbildung sich an die großen, dotterreichen Eier der Reptilien und Vögel unmittelbar anschließen.

Dieser Umstand, sowie auch noch manche andere Verhältnisse, die im dreizehnten Kapitel ausführlicher besprochen werden sollen, lassen die Annahme als notwendig erscheinen, daß die Säuger von Tieren abstammen, welche große, dotterreiche Eier besessen haben und ovipar gewesen sind. Ihre Eier haben demnach aus später gleichfalls noch genauer zu erörternden Gründen ihren Dottergehalt zum größten Teil wieder eingebüßt; sie sind nicht ursprünglich dotterarm, sondern sind erst nachträglich wieder dotterarm geworden; ihre Gastrulation kann daher auch nicht mehr nach dem ursprünglichen und einfachen Typus eines Amphioxuseies verlaufen.

Wenn hierin wohl alle Embryologen jetzt übereinstimmen, ist dagegen die Frage nach der Bildungsweise des inneren Keimblattes eine recht strittige; geschieht sie durch Delamination von der Innenfläche des sich zur Scheibe ausbreitenden Furchungskugelrestes, wie von mancher Seite angegeben wird, oder geschieht sie durch eine Einwanderung der Zellen von einer Stelle der Blasenwand aus, in der Art, wie später das innere Blatt nach dem vegetativen Pol zu vorwächst, so daß man wohl von einer modifizierten Invagination reden könnte? Ist in diesem Fall eine Stelle im Embryonalschild vorhanden, welche als Blastoporus gedeutet werden könnte, eine Stelle, an welcher sich ein **Umschlag** des äußeren in das innere Keimblatt oder wenigstens ein Zusammenhang beider nachweisen läßt?



Fig. 145. **Längsschnitt durch eine eiförmige Gastrula von Didelphys.** Nach SELENKA. Bezeichnungen siehe Fig. 146.

Wie bei den Vögeln sind auch bei den Säugetieren die Untersuchungen über diese Fragen noch sehr wenig zufriedenstellend. Wir müssen uns darauf beschränken, hervorzuheben: erstens, daß bei einem Vergleich zwischen Sauropsiden und Säugetieren die Keimscheibe der Sauropsiden und die Keimblasenwand mit dem Furchungskugelrest bei den Säugetieren einander entsprechen, und zweitens, daß nach Beobachtungen von SELENKA, KEIBEL und HEAPE eine kleine Stelle am Embryonalschild einiger Säugetiere wohl als Blastoporus gedeutet werden könnte.

In seiner Entwicklungsgeschichte von dem Beuteltier Didelphys beschreibt SELENKA acht Keimblasen, die sich nach seiner Ansicht auf dem Gastrulastadium befinden (Fig. 145 u. 146). Namentlich in der Fig. 146 fiel ihm nahe dem hinteren Rande des Embryonalschildes, welcher durch die größere Höhe der Ektodermzellen kenntlich ist, eine kleine Stelle auf, welcher von innen her ein Ballen von Gerinnsel auf-

gelagert war. In drei Fällen konnte hier eine kleine Öffnung, „eine Zellenlücke", nachgewiesen werden. SELENKA deutet die Stelle als Blastoporus und bildet von ihr auch einen Durchschnitt ab, an welchem man in der Gegend des Gerinnsels ein kleines Loch und den Übergang der äußeren in die innere Zellenschicht wahrnimmt. Auch bemerkt er, daß sich mehrfach karyokinetische Figuren in den dem Blastoporus zunächst gelegenen Zellen vorfanden.

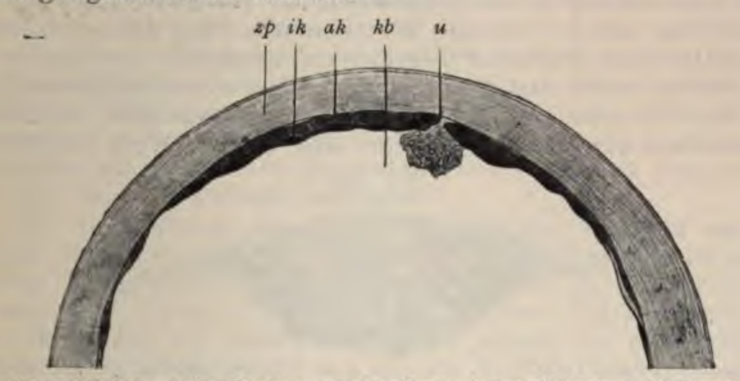


Fig. 146. **Schnitt durch den Blastoporus einer Gastrula von Didelphys.** 10 Stunden nach Beginn der Furchung. Der Schnitt geht durch die Längsachse des zukünftigen Embryos. Nach SELENKA. *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt; *kb* Keimblasenhöhle, die zur Urdarmhöhle wird; *u* Urmund, der in Fig. 145 durch Entodermzellen, in Fig. 146 durch ein Gerinnsel verschlossen ist; *zp* Zona pellucida.

Einen ähnlichen Befund, wie SELENKA vom Opossum, hat KEIBEL in einem Falle von einer 5 Tage alten Keimblase vom Kaninchen erhalten, die zur Hälfte noch einschichtig war. An einer Stelle konnte er eine Verbindung der beiden Blätter nachweisen, von welcher aus ihm ein Übertreten von Zellen aus der oberen in die untere Schicht stattzufinden schien.



Fig. 147. **Medianschnitt durch den Embryonalschild eines Maulwurfkeims, und zwar durch den Teil, in welchem sich der Primitivstreifen zu bilden begonnen hat.** Nach HEAPE. *u* Urmund; *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt. *V* vorderes, *H* hinteres Ende.

Der Befund von HEAPE beim Maulwurf (Fig. 147) betrifft ein wenig älteres Stadium kurz vor dem Auftreten des Primitivstreifens. Auf dem Längsschnitt durch den ovalen Embryonalschild zeigt sich am hinteren Rand eine sehr feine Öffnung, welche die Keimblätter durchbohrt. An ihrem Rande hängen äußeres und inneres Keimblatt untereinander zusammen und beginnen bereits auch einige Mesodermzellen aufzutreten. Die Öffnung, welche von HEAPE für den Vorläufer des neurenterischen Kanals gehalten wird, ist nach innen weiter als nach außen.

Wenn am Embryonalschild der Säugetiere eine Stelle vorhanden ist, an welcher, wie SELENKA, KEIBEL und HEAPE angeben, die beiden

primären Keimblätter zusammenhängen oder sogar von einer Öffnung durchbohrt sind, so muß sie mit der Primitivplatte der Reptilien und Vögel verglichen werden. Einen weiteren wichtigen Vergleichspunkt liefert noch der Umstand, daß es bei der Gastrulation der Säugetiere nicht zur Bildung eines geschlossenen Entodermsäckchens kommt, da ihm schon von Anfang an der Boden fehlt. Daher geht die Urdarmhöhle ohne Grenzen in die Keimblasenhöhle über, wie es bei den Amphibien (Fig. 116 u. 117) nach dem Einreißen einer dünnen Stelle der aus Dotterzellen gebildeten Scheidewand geschieht; sie begreift also von Anfang an den Raum mit ein, den Bonnet die Ergänzungshöhle (vgl. S. 172) genannt hat. Auch diese eigentümlichen Verhältnisse finden sich ja gleichfalls bei Reptilien und Vögeln. Wenn sich hier das

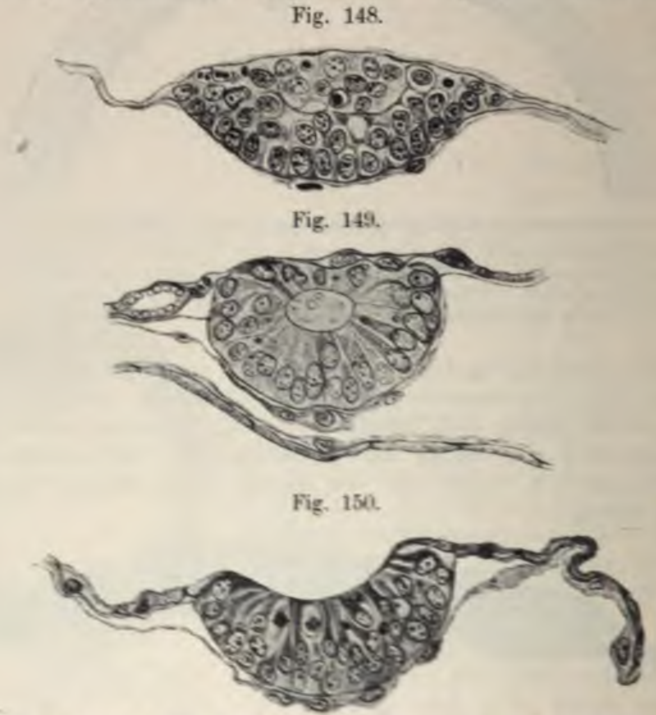


Fig. 148—150. Schnitte durch den Embryonalknoten von drei Keimblasen vom Reh. Nach Keibel.

Fig. 148. Stadium des Embryonalknotens.
Fig. 149. Stadium der Embryonalblase.
Fig. 150. Umbildung der Embryonalblase in den Embryonalschild.

innere Keimblatt von der Primitivplatte aus anlegt, so schiebt es sich auch gewissermaßen mit freiem Rand auf der mit Dotterkernen versehenen Dottermasse entlang, so daß diese selbst nach der Urdarmhöhle zu kein besonderes Zellenblatt erhält. Würden wir uns daher bei den meroblastischen Eiern den Dotter geschwunden denken, so würde der Entodermsack der Gastrula ebenfalls keinen Boden besitzen; er zeigt ebenfalls längere Zeit einen freien Rand, mit welchem er die Dottermasse allmählich umwächst. Auch hier schließt sich endlich das Loch dem Embryo vis-à-vis an dem fälschlicherweise so genannten Dotterblastoporus.

Bei manchen Säugetieren (Reh, Schwein, Schaf) erhält der früher (S. 183) als Embryonalknoten unterschiedene Teil der Keimblase nachträglich in seinem Inneren eine kleine Höhle, die von gestreckten, spindeligen Zellen epithelartig begrenzt wird. Er hat sich dadurch zur Embryoblase (Embryocystis) umgewandelt. Nach außen ist dieselbe noch von den platten Zellen der Keimblase, der ebenfalls schon erwähnten Deckschicht, überzogen. Auf einem späteren Stadium öffnet sich die Embryoblase nach außen, durch Verdünnung oder Schwund ihrer Decke, sie stellt dann vorübergehend eine konkave dicke Platte dar, die sich allmählich abflacht und in der Fläche vergrößert und zu dem schon beschriebenen Embryonalschild wird. Auch hat sich während dieser Veränderung an der inneren Fläche des Knotens, der Embryonalblase und des Schildes mit zunehmender Deutlichkeit eine Lage stark abgeplatteter Zellen als inneres Keimblatt abgegrenzt.

Bei einer kleinen Anzahl von Säugetieren, besonders aus der Ordnung der Nagetiere, spielt sich während der Entwicklung der beiden primären Keimblätter ein eigentümlicher Vorgang ab, welcher in der Literatur als „Umkehr oder Inversion der Keimblätter" beschrieben worden ist. Den Anstoß hierzu scheint die oben erwähnte Deckschicht zu geben, welche sich mit der Uterusschleimhaut fest verbindet und in der Gegend des Furchungskugelrestes in Wucherung gerät. Im besonderen zeigt der Vorgang der Umkehr einige Verschiedenheiten, einerseits bei der Ratte, der Maus und Waldmaus usw., andererseits beim Meerschweinchen. Das Wesentliche hierüber sei in Kürze mitgeteilt:

Nachdem sich die auffallend kleine Keimblase der Ratte und der Maus an der Uterusschleimhaut festgesetzt hat (Fig. 151), beginnt die Deckschicht zu wuchern und einen Zapfen, den Träger (*tr*), zu bilden. Durch ihn (Fig. 152 *tr*) wird der Teil des äußeren Keimblattes (*ak**), aus welchem sich der Embryo entwickelt, nach dem Zentrum der Keimblase vorgetrieben und wandelt sich hierauf in eine allseits abgegrenzte Epithelkugel um, in deren Innerem sich eine kleine Höhle, die wahre Amnionhöhle (*am*), entwickelt. Das innere Keimblatt (ik^1) umgibt zu dieser Zeit als deutlich gesonderte Schicht den eingestülpten Teil des ektodermalen Zellenmaterials und beginnt sich auch vermöge amöboider Zellen auf der entgegengesetzten Hälfte der Keimblase auszubreiten (ik^2). Weiterhin entstehen auch im Träger Flüssigkeitsräume (*h*), die untereinander zu der falschen Amnionhöhle verschmelzen. Auch beginnt jetzt die vorher deutlich erkennbare Sonderung zwischen den Zellen des Trägers und der formativen Ektodermkugel zu schwinden (Fig. 153), und eine Verschmelzung zwischen der wahren und der falschen Amnionhöhle einzutreten. Der eingestülpte Teil bildet daher einen ziemlich langen Schlauch, welcher bis nahe an den entgegengesetzten Pol der mittlerweile größer gewordenen und namentlich mehr in die Länge ausgewachsenen Keimblase heranreicht. Der Schlauch besteht aus einer inneren Schicht hoher, zylindrischer Ektodermzellen (*ak**) und einem äußeren Überzug von Entoderm (*ik*). Sein Ektoderm läßt zwei Abschnitte unterscheiden, den von der Ektodermkugel abstammenden Teil, an welchem sich die Embryonalanlage entwickelt (*ak**), und den durch Aushöhlung des Trägers (*tr*) entstandenen Teil, der bis zur Placentarstelle heranreicht.

Eine Modifikation des eigentümlichen Wachstumsprozesses bietet das Meerschweinchen dar. Während bei Maus und Ratte die aus der Grundschicht entstandene, formative Ektodermkugel mit der gewucherten

Deckschicht, dem Träger, im Zusammenhang bleibt, entfernt sie sich von ihm (Fig. 154 *tr*) beim Meerschweinchen; es bildet sich zwischen ihnen ein Hohlraum aus, die Interamnionhöhle (*iam*), welche schließlich sehr groß wird. Das eingestülpte innere Keimblatt stellt somit jetzt einen Schlauch (*ik*¹) dar; an dessen Grund die formative Ektodermkugel (*ak**), an dessen Eingang die mit der Uteruswand verlötete Deckschicht (*tr*) liegt, beide voneinander getrennt durch die geräumige Interamnionhöhle (*iam*). Später (Fig. 155) wird die Ektodermkugel (*ak**) durch die Entwicklung der Amnionhöhle (*am*) in eine Blase umgewandelt, in welcher sich an einer Stelle die Embryonalanlage zu

Fig. 151. Fig. 152.

Fig. 153.

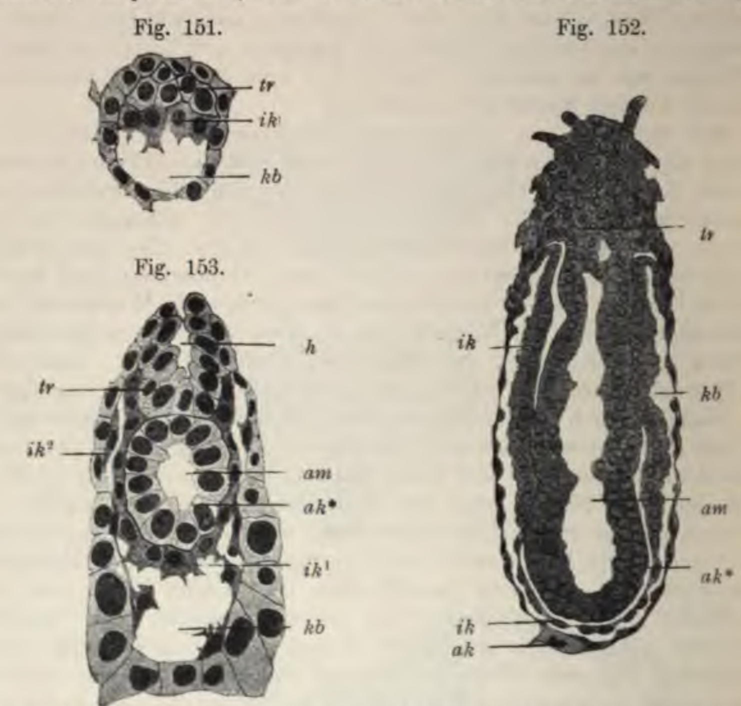


Fig. 151. **Frei in dem Uteruslumen liegende Keimblase.** Nach SELENKA.
Fig. 152. **Eine ältere Keimblase der Hausmaus mit ausgehöhltem Träger und Ektodermkugel mit der Amnionhöhle.** Nach SELENKA.
Fig. 153. **Noch ältere Keimblase des Hausmaus, in welcher die falsche Amnionhöhle des Trägers und die wahre Amnionhöhle der formativen Ektodermblase verschmolzen sind.** Nach SELENKA.

tr Träger; *h* Höhle im Träger (falsche Amnionhöhle); *ak* äußeres Keimblatt; *ak** eingestülpter Bezirk desselben, der an der Bildung des Embryos teilnimmt; *ik* inneres Keimblatt; *ik*¹ durch den Träger eingestülpter Bezirk; *ik*² an der äußeren Keimblasenwand herumwachsender Teil desselben; *kb* Keimblasenhöhle, die zur Urdarmhöhle wird; *am* wahre Amnionhöhle.

differenzieren beginnt. Nachträglich wächst auch noch die Deckschicht oder der Träger der Blase (*tr*) mit der falschen Amnionhöhle (*h*) in den Entodermschlauch hinein, verschmiltzt aber niemals mit der von der Grundschicht abgeleiteten Ektodermblase, sondern bleibt von ihr immer durch die ansehnliche Interamnionhöhle (*iam*) getrennt (Fig. 155)

Durch die hier kurz geschilderte eigentümliche Einstülpung der Keimblasenwand kommt der kleine Bezirk, aus welchem der Embryo

entsteht, also die Embryonalanlage, ganz in das Innere der Keimblase zu liegen. Hierdurch wurden in früherer Zeit die Embryologen veranlaßt, von einer Blattumkehr zu sprechen.

Die Ursache für die in verschiedener Weise erfolgende, auffällige Wucherung der Deckschicht glaubt SELENKA in dem Umstand zu finden, daß bei den betreffenden Nagetieren die Keimblasen, die im Vergleich zu anderen Säugetieren auffallend klein bleiben, sehr frühzeitig mit dem Epithel der Uterusschleimhaut in feste Verbindung treten und dadurch besser ernährt werden. Wie schon auf S. 184 erwähnt wurde, hat HUBRECHT auf die Rolle, welche bei der Ernährung des Embryos die oberflächliche Schicht der Keimblase bei den

Fig. 155.

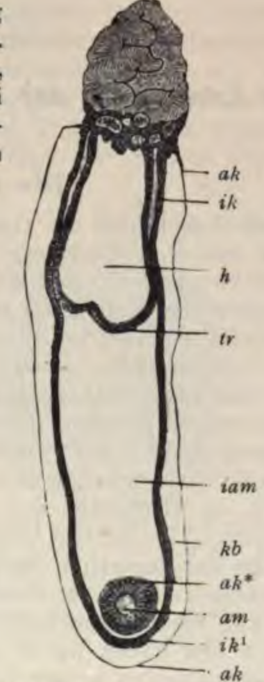


Fig. 154.

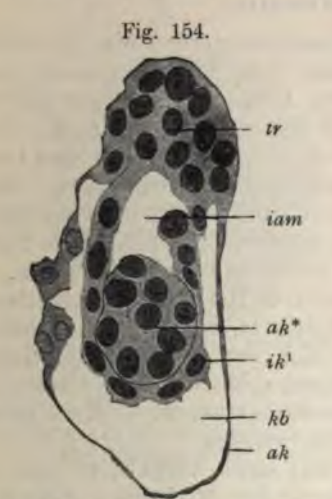


Fig. 154. **Längsschnitt durch eine 7 Tage alte Keimblase des Meerschweinchens.** Nach SELENKA.

Fig. 155. **Längsschnitt durch eine etwa 9 Tage alte, längsgestreckte Keimblase des Meerschweinchens.** Nach SELENKA.

tr Träger; *h* Höhle desselben; *iam* Interamnionhöhle; *am* Amnionhöhle der Epithelkugel; *ak** eingestülpter Teil des äußeren Keimblattes, der an der Embryobildung teilnimmt; *ak* nicht eingestülpter Teil des äußeren Keimblattes; *ik¹* als Schlauch eingestülpter Teil des inneren Keimblattes; *kb* Keimblasen- resp. Urdarmhöhle.

Säugetieren spielt und infolgedessen andere Differenzierungen als bei allen übrigen Wirbeltieren eingeht, ein besonderes Gewicht gelegt und hat deswegen der Deckschicht und überhaupt der ganzen oberflächlichen Lage platter Zellen der Keimblasenwand den Namen „Trophoblast“ gegeben, zum Unterschied vom formativen Ektoderm, welches am Aufbau des embryonalen Körpers allein beteiligt ist und vom Embryonalknoten abstammt.

SECHSTES KAPITEL.

Die Entwicklung der beiden mittleren Keimblätter[1]).

Die Cölomtheorie.

Nach Ausbildung des Gastrulastadiums werden die Entwicklungsvorgänge immer komplizierter, so daß sich das Augenmerk des Beobachters von jetzt ab auf Reihen von Veränderungen, die gleichzeitig an verschiedenen Stellen des Embryos ablaufen, richten muß. Denn es finden jetzt Umbildungen sowohl durch Faltungen des inneren als auch des äußeren Keimblattes gleichzeitig statt. Dadurch werden vier neue Hauptorgane des Wirbeltierkörpers hervorgerufen. Aus dem inneren primären Keimblatt entstehen: 1. die beiden mittleren Keimblätter, welche die Leibeshöhle zwischen sich einschließen, 2. das Darmdrüsenblatt, welches den sekundären Darm der Wirbeltiere auskleidet, 3. die Grundlage des Achsenskeletts, die Chorda dorsalis oder Rückensaite. Gleichzeitig entwickelt sich aus dem äußeren Keimblatt die Anlage des zentralen Nervensystems. Da die vier Entwicklungsprozesse zum Teil auf das Unmittelbarste ineinander greifen, kann ihre Betrachtung nicht auseinander gerissen werden.

Auch hier haben wir es wieder mit einer Aufgabe zu tun, welche zu den schwierigsten in der Embryologie der Wirbeltiere gehört, nämlich mit der Entwicklungsgeschichte der beiden mittleren Keimblätter. Trotz einer sehr umfangreichen Literatur, welche über das Thema entstanden ist, sind manche Verhältnisse, namentlich bei den höheren Wirbeltierklassen, noch nicht in allseitig befriedigender Weise aufgeklärt. Wir werden uns daher etwas eingehender mit diesem Gegenstand beschäftigen, der ebenso wie die Frage nach der Entstehung der beiden primären Keimblätter eine fundamentale Bedeutung für das Verständnis der Wirbeltierorganisation besitzt.

Um an einem leicht verständlichen Beispiel zu zeigen, wie sich in einzelnen Abteilungen des Tierreiches der Urdarm (das Cölenteron) durch eine Faltenbildung in Leibeshöhle und sekundären Darm trennt, und wie dadurch zugleich als Wand der Leibeshöhle das mittlere Keimblatt entsteht, sei an dieser Stelle ein kleiner Exkurs in die Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen gestattet. Das Beispiel bietet uns die Entwicklung der Pfeilwürmer oder Chätognathen, über welche Untersuchungen von KOWALEVSKI, BÜTSCHLI und mir erschienen sind.

1) In den Figuren 156—159 usw. sind die einzelnen Keimblätter verschieden dunkel schattiert, um ihre Beziehungen zueinander deutlicher zu machen. Am dunkelsten ist das mittlere Keimblatt gehalten.

Nach dem Furchungsprozeß entsteht eine typische Keimblase, die sich nach einiger Zeit wieder in eine typische Gastrula umwandelt. Während sich diese in die Länge streckt, wachsen aus dem inneren Keimblatt am Grunde des Urdarms zwei Falten hervor, die sich in paralleler Richtung zueinander erheben (Fig. 156 A). Sie wachsen allmählich mit ihren freien Rändern immer weiter in den Urdarm hinein und zerlegen ihn in einen mittleren und zwei seitliche Räume (*lh*), die eine Zeitlang nach dem Urmund zu noch untereinander zusammenhängen. Nach kurzer Zeit hört auch dieser Zusammenhang auf; der Urmund wird wahrscheinlich ein länglicher Spalt und schließt sich entsprechend der späteren Bauchseite der Sagitta von vorn nach hinten, ein Vorgang, welcher noch einer eingehenderen Untersuchung behufs genauerer Feststellung mehrerer Verhältnisse bedarf (Fig. 156 B); dabei verschmelzen gleichzeitig auch die Ränder der beiden Falten des inneren Keimblattes

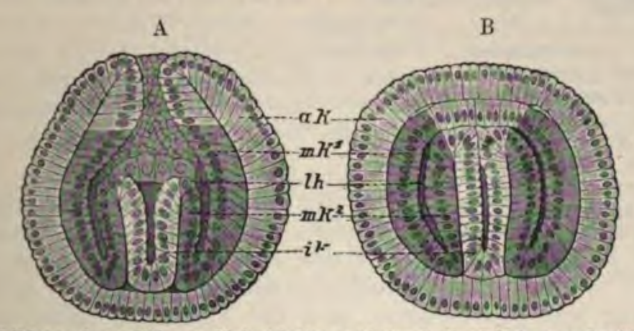


Fig. 156. **Bildung des mittleren Keimblattes und der Leibeshöhle von Sagitta.** A Vom Grunde der Gastrula erheben sich zwei Falten, welche den Urdarm in den bleibenden Darm und die beiden Leibessäcke abteilen. B Die Trennung des Urdarms durch Vordringen der Falten ist fast beendet, wobei sich wahrscheinlich der Urmund von vorn nach hinten zu schließen beginnt. *ak* äußeres, *mk* mittleres, *ik* inneres Keimblatt; mk^1 Hautfaserblatt; mk^2 Darmfaserblatt; *lh* Leibeshöhle.

sowohl untereinander, als auch mit der angrenzenden Fläche des Urdarms. Von den drei Räumen, die in Fig. 156 B schon fast ganz voneinander getrennt sind, wird der mittlere zum bleibenden Darmrohr, die beiden seitlichen (*lh*) werden zu den zwei den Darm von der Rumpfwand trennenden Leibessäcken. Sie führen passenderweise den Namen der Darmleibessäcke oder Enterocöle, da sie durch Abschnürung vom Urdarm abstammen und sich genetisch von anderen Hohlraumbildungen unterscheiden, die bei anderen Tieren zwischen Darm- und Rumpfwand durch einfache Spaltung entstehen und Spaltleibeshöhle oder Schizocöle heißen.

Durch den Einfaltungsprozeß hat sich bei den Larven der Pfeilwürmer die Anzahl der Keimblätter von zwei auf drei erhöht. Das primäre innere Keimblatt ist dadurch zerlegt worden: 1. in eine Zellenschicht (*ik*), welche das Darmrohr auskleidet, und 2. in eine Zellschicht, welche zur Umhüllung der zwei Leibeshöhlen dient (mk^1 und mk^2). Die erste bezeichnet man als sekundäres inneres Keimblatt oder als Darmdrüsenblatt, die zweite als das mittlere Keimblatt (Mesoderm, Mesoblast). Dieses grenzt mit einem Teil an das äußere Keimblatt, mit dem anderen Teil an das Darmrohr an und wird hiernach noch weiter in das parietale (mk^1) und in das viszerale Blatt (mk^2) des Mesoderms eingeteilt. Das eine kann

man auch kurzweg das parietale (mk^1), das andere das viszerale Mittelblatt (mk^2) nennen. Anstatt von einem kann man daher auch von zwei mittleren Keimblättern sprechen, wodurch natürlich die Gesamtzahl der Blätter von 3 auf 4 erhöht wird.

Bezüglich des weiteren Entwicklungsganges sei noch hervorgehoben, daß, während die Larve sich zu einem wurmförmigen Körper in die Länge streckt, die beiden Leibessäcke (Fig. 157 *lh*) sich rascher vergrößern und ausdehnen als das dazwischen gelegene Darmrohr (*dh*); sie drängen es daher überall von der Rumpfwand ab und umwachsen es von oben und unten, so daß jetzt ihre dünnen Wandungen oder die mittleren Keimblätter eine Strecke weit unmittelbar oberhalb und unterhalb des Darmes zusammentreffen und untereinander verschmelzen. Dadurch bilden sich zwei zarte Häutchen, ein dorsales (*dM*) und ein ventrales (*vM*) Mesenterium, durch welche das Darmrohr an die Rücken- und an die Bauchwand des Rumpfes befestigt wird.



Fig. 157. **Schematischer Durchschnitt durch eine junge, schon ausgeschlüpfte Sagitta.** *dM*, *vM* dorsales, ventrales, Mesenterium; *dh* Darmhöhle; *lh* Leibeshöhle; *ak*, *ik*, mk^1, mk^2 äußeres, inneres, mittleres Keimblatt (parietales und viszerales Mittelblatt).

Sehr ähnliche Vorgänge, wie sie sich bei vielen Wirbellosen in der für Sagitta beschriebenen Weise beobachten lassen, vollziehen sich nun auch in der Entwicklung der Wirbeltiere, sind aber bei ihnen noch mit der Entstehung des Nervenrohres und der Chorda dorsalis kombiniert. Bei der Darstellung werden wir wie im vorigen Abschnitt, der über die Bildung der Gastrula handelte, verfahren und die Prozesse beim Amphioxus, bei den Amphibien, bei den Selachiern, Reptilien, Vögeln und Säugetieren, da sie einige Unterschiede darbieten, für sich gesondert besprechen.

1. Erster Typus. Amphioxus lanceolatus.

Sehr lehrreich ist die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus. Die Gastrula streckt sich in die Länge; der nach oben gewandte Urmund wird dabei zu einem Längsspalt, der sich wahrscheinlich, wie im siebenten Kapitel noch genauer erörtert werden wird, von vorn nach hinten schließt. Nur am zukünftigen hinteren Ende des wurmförmigen Körpers bleibt ein kleiner Rest als Öffnung erhalten (Fig. 158 *cn*). Durch den Verschluß des Urmundes ist die Rückenwand des embryonalen Körpers entstanden; sie flacht sich etwas ab; in ihrem Bereich nehmen die Zellen an Höhe zu, werden zylindrisch und bilden die Medullar- oder Nervenplatte (Fig. 159 *mp*).

Indem die Medullarplatte sich ein wenig einfaltet, entsteht eine Rinne, welche die Decke des Urdarmes als Leiste (*ch*) nach abwärts drängt. Hierauf findet an den Stellen, wo die Ränder der Rinne in den kleinzelligen Teil des äußeren Keimblattes oder in das Hornblatt (*hb*) übergehen, eine Kontinuitätstrennung statt, und es wächst nun das Hornblatt von beiden Seiten über die gekrümmte Nervenplatte herüber, bis seine beiden Hälften sich in der Mittellinie treffen und verschmelzen. So entsteht am Rücken des Embryos (Fig. 160) ein Kanal, dessen untere Wand von der gekrümmten Medullarplatte (*mp*),

dessen obere Wand von der darüber gewachsenen Epidermis (*ak*) hergestellt wird. Erst auf einem späteren Stadium wandelt sich beim Amphioxus die unter der Epidermis gelegene Medullarplatte, indem ihre Ränder sich zusammenneigen und verwachsen, zu einem Nervenrohr um (Fig. 162 *n*). Die sich differenzierende Anlage des Nervensystems erstreckt sich so weit auf das hintere Ende des Embryos, daß der hier gelegene Rest des Urmundes noch in ihr Bereich fällt und bei dem Verschluß des Nervenrohres in sein hinteres Ende mit aufgenommen wird. Auf diese Weise geschieht es, daß jetzt Nervenrohr und Darmrohr,

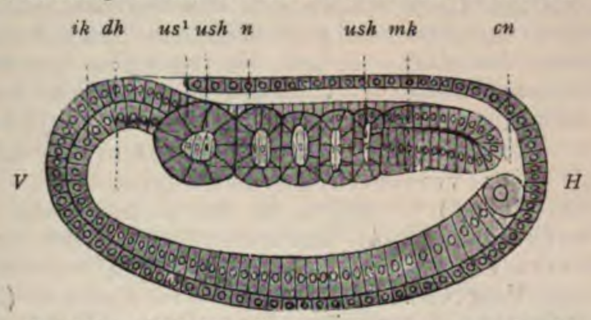


Fig. 158. **Optischer Längsschnitt durch einen Amphioxus-Embryo mit fünf Ursegmenten.** Nach HATSCHEK. *V* vorderes, *H* hinteres Ende; *ik*, *mk* inneres, mittleres Keimblatt; *dh* Darmhöhle; *n* Nervenrohr; *cn* Canalis neurentericus; *us*¹ erstes Ursegment; *ush* Ursegmenthöhle.

am hinteren Ende des Embryos kontinuierlich durch Vermittlung des Urmundes ineinander übergehen, wie zuerst KOWALEVSKI beobachtet hat (Fig. 158 *cn*). Beide zusammen bilden einen aus zwei Schenkeln bestehenden Kanal, dessen Form sich einem Heber vergleichen läßt.

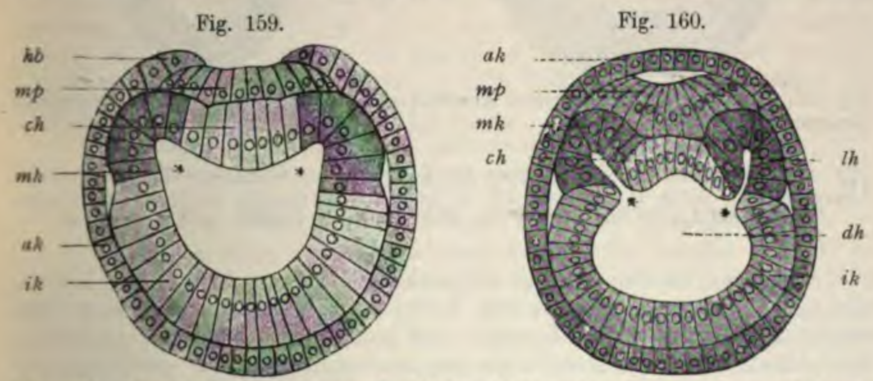


Fig. 159. **Querschnitt von einem Amphioxus-Embryo, bei welchem sich das erste Ursegment bildet.** Nach HATSCHEK. *ak*, *ik*, *mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt; *hb* Hornblatt; *mp* Medullarplatte; *ch* Chordaanlage; * Ausstülpung der Urdarmhöhle.

Fig. 160. **Querschnitt von einem Amphioxus-Embryo, an welchem das fünfte Ursegment in Bildung begriffen ist.** Nach HATSCHEK. *ak*, *ik*, *mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt; *mp* Medullarplatte; *ch* Chordarinne; *dh* Darmhöhle; *lh* Leibeshöhle.

Der obere, das Nervenrohr darstellende Schenkel mündet am vorderen Ende eine Zeitlang nach außen. Die Umbiegungsstelle der beiden Schenkel des Hebers oder der Urmundteil, welcher die Verbindung zwischen Nervenrohr und Darmrohr vermittelt, heißt Canalis neurentericus (Fig. 158 *cn*), eine Bildung, welche uns auch in der Entwicklung der übrigen Wirbeltiere wieder begegnen wird.

Mit dem Nervenrohr entwickeln sich gleichzeitig die beiden mittleren Keimblätter und die Chorda dorsalis (Fig. 159 u. 160).

Am vorderen Ende des Embryos entstehen an der Decke des Urdarmes dicht beieinander zwei kleine Ausstülpungen, die Leibessäcke (*mk*), welche zu beiden Seiten der gekrümmten Medullarrinne nach oben und seitwärts wachsen. Sie verlängern sich allmählich dadurch, daß sich der Ausstülpungsprozeß vom vorderen auf das hintere Ende der Larve fortsetzt und schließlich den Urmund erreicht. Die zwischen ihnen befindliche schmale, sie trennende, von den zwei Sternen * begrenzte Strecke der Urdarmwandung, welche unter der Mitte der Medullarrinne gelegen ist, stellt die Anlage der Chorda (*ch*) dar.

Das primäre innere Keimblatt hat sich also jetzt in vier verschiedene Teile gesondert: 1. in die Chordaanlage (*ch*), 2. und 3. in die Zellen (*mk*), welche die beiden Leibessäcke (*lh*) auskleiden und das mittlere Keimblatt darstellen, und 4. in den übrigbleibenden Teil, welcher, zur Umgrenzung des späteren Darmes (*dh*) bestimmt, nunmehr als Darmdrüsenblatt (*ik*) zu bezeichnen ist.

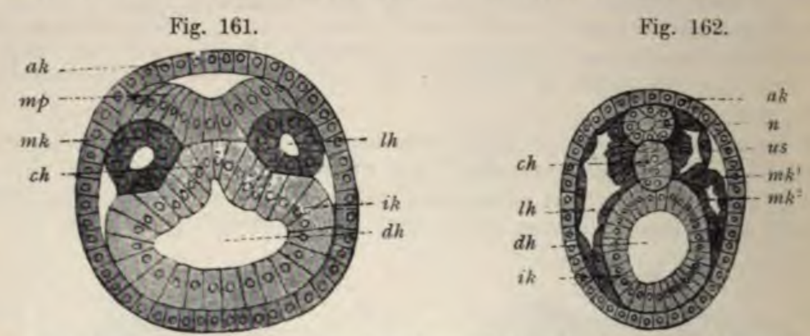


Fig. 161. **Querschnitt durch einen Amphioxus-Embryo mit fünf wohlausgebildeten Ursegmenten.** Nach Hatschek. *ak*, *ik*, *mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt; *mp* Medullarplatte; *ch* Chordarinne; *dh* Darmhöhle; *lh* Leibeshöhle.

Fig. 162. **Querschnitt durch die Mitte des Körpers eines Amphioxus-Embryos mit elf Ursegmenten.** Nach Hatschek. *ak*, *ik*, *mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt; *dh* Darmhöhle; *n* Nervenrohr; *us* Ursegment; *ch* Chorda; *lh* Leibeshöhle.

Die sich anschließenden Entwicklungsprozesse haben den Zweck, die noch zusammenhängenden Teile durch Abschnürung und Verwachsung voneinander zu isolieren und gesonderte Hohlräume zu bilden. Die Abschnürungsprozesse beginnen am vorderen Ende des Embryos und setzen sich von hier nach dem offenen Rest des Urmundes fort (Fig. 160, 161). Zuerst vertiefen sich die Leibessäcke (Fig. 160 *lh*) und verlieren den Zusammenhang mit dem übrigen Hohlraum (*dh*), indem sich die ihren Eingang begrenzenden Zellen dicht aneinander legen (Fig. 161). Dadurch grenzt der Rand des Darmdrüsenblattes (*ik*) unmittelbar an den Rand der Chordaanlage (*ch*). Diese ist mittlerweile noch Veränderungen eingegangen; die plattenförmige Anlage hat sich durch Erhebung ihrer Seitenränder so gekrümmt, daß eine tiefe, nach abwärts geöffnete Chordarinne entstanden ist. Später legen sich die Seitenwände der Rinne dicht aneinander und gehen in einen soliden Zellenstab über, der vorübergehend die Decke des sekundären Darmes verschließen hilft und an ihr als eine leistenartige Verdickung erscheint. Dann trennt sich (Fig. 162) der Zellenstab (*ch*) von der Darmanlage ab; diese schließt sich jetzt erst vollständig zu einem Rohre, indem

ihre in Fig. 160 mit einem Stern * bezeichneten Ränder unter der Chorda einander entgegenwachsen und in einer medianen Naht verschmelzen.

Das Endresultat aller dieser Vorgänge zeigt uns der Querschnitt Fig. 162: der ursprünglich vorhandene Urdarm hat sich in drei Räume gesondert, in den ventral gelegenen, bleibenden Darm (*dh*) und in die dorsal- und lateralwärts von ihm befindlichen, sich mehr und mehr vergrößernden beiden Leibessäcke (*lh*). Dazwischen hat sich noch die Chorda (*ch*) eingeschoben, an welche unten der Darm, oben das Nervenrohr (*n*) angrenzt. Die durch Abschnürung vom Urdarm sich sondernden Zellen, die in den Figuren 159—162 dunkler schattiert sind und die Leibeshöhle (*lh*) einschließen, bilden das mittlere Keimblatt (*mk*). Sein dem äußeren Keimblatt anliegender Teil (Fig. 162) läßt sich als das parietale Mittelblatt (mk^1), sein an Nervenrohr, Chorda und Darm angrenzender Teil als das viszerale Mittelblatt (mk^2) unterscheiden.

Da der eben dargestellte Sonderungsprozeß, wie schon erwähnt wurde, am vorderen Ende des Embryos beginnt und von hier sich Schritt für Schritt nach dem hinteren Ende langsam ausbreitet, kann man bei Durchmusterung einer Serie von Schnitten die verschiedenen Umbildungsstadien an ein und demselben Objekte verfolgen.

Bei der Beschreibung habe ich die Verhältnisse so dargestellt, als ob zwei einfache Leibessäcke zu beiden Seiten des Darmrohres beim Amphioxus entstanden seien. Indessen sind die Vorgänge komplizierter, da beim Embryo (Fig. 158) die Leibeshöhlen, während sie sich nach hinten verlängern, in ihrem vorderen Abschnitt bereits weitere Veränderungen erleiden und durch abermalige Einfaltungen in einzelne, hintereinander gelegene Abteilungen, in die Ursegmente (*us*), zerfallen. Ich begnüge mich mit diesem Hinweise, da aus didaktischen Gründen auf die Entwicklung der Ursegmente erst in dem folgenden Kapitel näher eingegangen werden wird.

2. Zweiter Typus.
Amphibien, sowie Cyclostomen, einige Ganoiden, Dipneusten.

Während beim Amphioxus lanceolatus kein Zweifel darüber besteht, daß sich das die Leibeshöhle einschließende mittlere Keimblatt durch Aussackung der Wandung des Urdarmes anlegt, gehen die Ansichten über seine Entstehung bei den übrigen Wirbeltieren noch weit auseinander. Es rührt dies einmal daher, daß die Untersuchung, die nur an Schnittserien vorgenommen werden kann, mit erheblichen technischen Schwierigkeiten verbunden ist, und zweitens daher, daß die Verhältnisse wegen des größeren Dotterreichtums der Eier etwas abgeändert sind und weniger klare und verständliche Bilder liefern. Wo beim Amphioxus in der Gastrula ein weiter Hohlraum vorhanden ist, sehen wir bei den übrigen Wirbeltieren sich ein massiges Dottermaterial anhäufen und den Urdarm mehr oder minder vollständig ausfüllen. Daher bilden sich auch hier zur Erzeugung der Leibeshöhle keine hohlen Aussackungen, sondern solide Zellenwucherungen, indem die parietale und die viszerale Lamelle des mittleren Keimblattes mit den Flächen, welche beim Amphioxus die Leibeshöhle begrenzen, am Anfang der Entwicklung fest zusammengedrückt sind und erst auf ziemlich späten Stadien auseinanderweichen.

Um uns das Verhältnis der etwas verschiedenartigen Bilder, welche die Untersuchung der einzelnen Wirbeltierklassen ergibt, zu erleichtern, sei zunächst an zwei schematischen Zeichnungen beschrieben, auf welche Grundform die Entwicklung des mittleren Keimblattes und der Leibeshöhle nach meiner Ansicht, die sich auf eine von mir vorgenommene Untersuchungsreihe bei den Wirbeltieren gründet, zurückgeführt werden kann.

Das eine Schema (Fig. 163) stellt einen Querschnitt durch den Bezirk des embryonalen Rückens dar, der sich durch Verschluß des vorderen Teiles des Urmundes gebildet hat. (Siehe S. 238—246.) Wie man sieht, ist das innere Keimblatt (*ik*) an der ventralen Seite durch Einlagerung von Dotter (*d*) in erheblicher Weise verdickt. Dadurch ist die Urdarmhöhle auf einen kleinen Raum (*dh*) eingeengt. An ihrer Decke liegt eine einfache Schicht von Zellen (*ch*), die sich durch ihre

Fig. 163. Fig. 164.

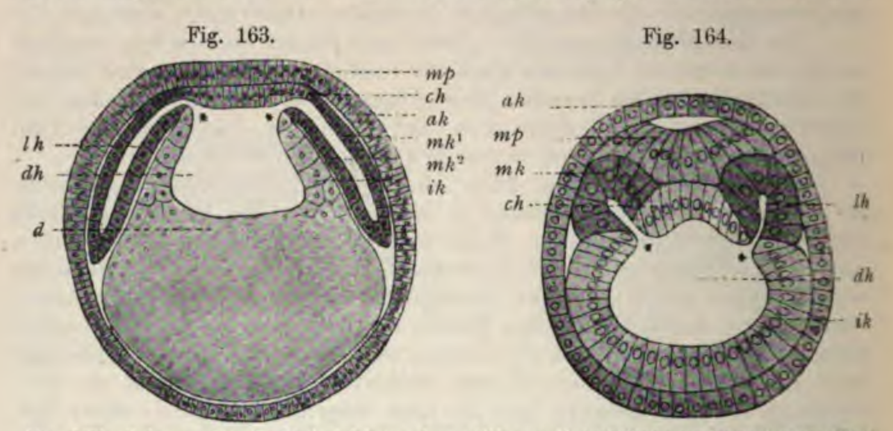


Fig. 163. **Schema für die Entwicklung der mittleren Keimblätter und der Leibeshöhle bei den Wirbeltieren. Querschnitt durch einen Embryo vor dem Urmund.** *mp* Medullarplatte; *ch* Chordaanlage; *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt; mk^1, mk^2 parietale und viszerale Lamelle des mittleren Keimblattes; *d* Dottermasse mit Dotterkernen; *dh* Darmhöhle; *lh* Leibeshöhle.

Fig. 164. **Querschnitt von einem Amphioxus-Embryo.** Siehe Erklärung Fig. 160.

zylindrische Gestalt auszeichnen und die Anlage der Chorda darstellen. Zu ihren beiden Seiten hat ferner das innere Keimblatt zwei Ausstülpungen, die beiden Leibessäcke (*lh*), entwickelt, die zwischen der Dottermasse und dem äußeren Keimblatt eine Strecke weit nach abwärts gewachsen sind. Ihre Wand (mk^1 und mk^2) wird von kleinen, kubischen oder polygonalen, im Schema dunkler schattierten Elementen zusammengesetzt. Der Urdarm ist durch die zwei Urdarmfalten * deutlich in einen unter der Chordaanlage gelegenen, mittleren oder eigentlichen Darmraum (*dh*) und in die beiden engen Leibessäcke (*lh*) gesondert, die mit dem Darm nur links und rechts von der Chordaanlage durch einen schmalen Spalt * zusammenhängen.

Das Bild ist leicht auf den nebenstehenden Querschnitt durch einen Amphioxus-Embryo (Fig. 164) zurückzuführen, wenn wir uns bei ihm an der ventralen Seite das einfache Epithel durch Dotteransammlung verdickt und die beiden kleinen Leibessäcke eine Strecke weit nach abwärts zwischen Dottermasse und äußeres Keimblatt hineingewachsen denken.

Auf dem zweiten schematischen Durchschnitt durch den offen gebliebenen Rest des Urmundes (Fig. 165) ist der Urdarm (*ud*) so gut wie ganz durch Dottermasse (*d*) ausgefüllt. Die in dem ersten Schema beschriebenen Leibessäcke (*lh*) sind auch hier zu sehen, wie sie sich zwischen Dotter und äußerem Keimblatt nach abwärts hineinschieben. Ihre Begrenzungsflächen sind kleinzellig, und schlägt sich das mittlere parietale Blatt (mk^1) am Urmund in das äußere Keimblatt um, während das mittlere viszerale Blatt (mk^2) sich in die Dottermasse oder das innere Keimblatt fortsetzt.

Einen so klaren und leicht zu deutenden Befund, wie ihn die beiden Schemata wiedergeben, bietet uns nun allerdings kein einziges Wirbeltier dar. Die Deutlichkeit ist vor allen Dingen überall dadurch herabgesetzt, daß die als Leibessäcke zu deutenden Teile am Anfang ihrer Entstehung keine Hohlräume mehr umschließen, da ihre Wände infolge der den Raum für sich beanspruchenden größeren Dotteransammlung fest zusammengepreßt sind. Wir finden daher an Stelle der im Schema dargestellten Leibessäcke solide Zellenmassen vor, für welche es festzustellen gilt, daß sie den ersteren ihrer Lage und Entwicklung nach entsprechen.

Fig. 165. **Schema für die Entwicklung der mittleren Keimblätter und der Leibeshöhle bei den Wirbeltieren. Querschnitt durch den Urmund eines Embryos.** *u* Urmund; *ud* Urdarm; *lh* Leibeshöhle; *d* Dotter; *ak* äußeres Keimblatt; mk^1, mk^2 parietale und viszerale Lamelle des mittleren Keimblattes.

Um zu sehen, welche Bilder infolge eines Schwundes der Leibeshöhle entstehen müssen, wollen wir uns in den beiden Schemata das parietale und das viszerale Blatt der Leibessäcke fest aufeinander gepreßt denken. Im ersten Schema (Fig. 163) erhalten wir dann eine mehrschichtige Zellenmasse, die überall von den beiden primären Keimblättern, zwischen welche sie hineingewachsen ist, deutlich getrennt ist, mit Ausnahme der mit einem Stern bezeichneten Stelle, welche den Eingang zu dem Leibessack oder die wichtige Gegend bezeichnet, von welcher aus die Ausstülpung des mittleren aus dem inneren Keimblatt erfolgt ist. Hier hängt die Zellenmasse einerseits mit der Chordaanlage, andererseits mit dem Darmdrüsenblatt zusammen.

Im zweiten Schema (Fig. 165) kommt ebenfalls bei Zusammenpressung des parietalen und des viszeralen Mittelblattes eine mehrschichtige Zellenmasse zustande, die überall isoliert ist, bis auf die Umgebung des Urmundes, wo ein Übergang sowohl in das äußere als in das innere Keimblatt stattfindet. Wenn wir uns hier noch außerdem vorstellen, daß die beiden Urmundlippen von links und rechts zusammengedrückt sind, und daß die Lichtung des Urmunds auch hier ganz geschwunden ist, so erhalten wir in der Mitte des Durchschnittes eine dicke, mehrschichtige Zellenmasse, die sich beiderseits in die drei Keimblätter sondert, oder mit anderen Worten: in der Gegend des Urmunds

stoßen bei Verklebung seiner Ränder alle drei Keimblätter in einem einzigen Zellenstreifen zusammen.

Die vergleichende Embryologie kann nun in der Tat den Nachweis führen, daß ähnliche Bilder, wie wir sie durch Veränderungen der Schemata hervorgerufen haben, bei Untersuchung der einzelnen Wirbeltierklassen gewonnen werden. Zu dem Zwecke müssen wir Querschnitte durch drei verschiedene Gegenden des Embryos anfertigen: 1. durch die Gegend vor dem Urmund, 2. durch den Urmund selbst und 3. nach rückwärts von ihm. Am meisten tritt die Übereinstimmung in der Entwicklung der Amphibien hervor, unter denen wieder die Tritonen die lehrreichsten Objekte liefern.

Wenn bei den Tritonen die Gastrula-Einstülpung unter Verdrängung der Keimblasenhöhle vollständig beendet ist, streckt sich der Embryo ein wenig; die spätere Rückenfläche (Fig. 166 D) plattet sich ab und läßt eine seichte Rückenrinne (*r*) hervortreten, die sich vom vorderen zum hinteren Ende bis nahe an den Urmund (*u*) ausdehnt. Dieser hat jetzt die Form eines Längsspaltes angenommen.

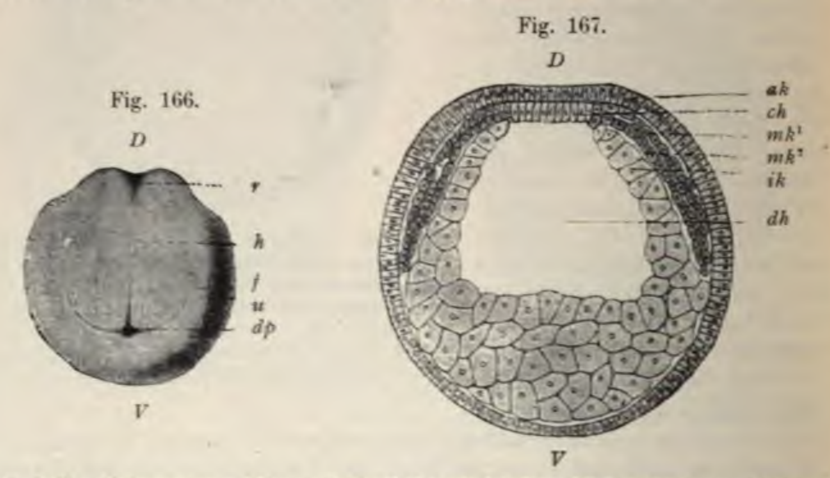


Fig. 166. **Embryo von Triton mit deutlich entwickelter Rückenrinne, vom Urmund aus gesehen.** 53 Stunden nach künstlicher Befruchtung. *D*,*V* dorsale, ventrale Gegend; *u* Urmund; *h* Höcker zwischen Urmund und Rückenrinne (*r*); *f* halbkreisförmige Furche, welche das Urmundfeld einschließt; *dp* Dotterpfropf.

Fig. 167. **Querschnitt durch einen Embryo von Triton mit schwach ausgeprägter Rückenrinne.** *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt; mk^1, mk^2 parietale und viszerale Lamelle des mittleren Keimblattes; *ch* Chorda; *dh* Darmhöhle; *D*, *V* dorsal, ventral.

Ein vor dem Urmund durch die Mitte des Embryos geführter Querschnitt (Fig. 167) entspricht in jeder Beziehung unserem ersten Schema (Fig. 163), wenn wir uns an diesem die Leibeshöhle geschwunden denken. Das äußere Keimblatt (*ak*) besteht aus einer einfachen Schicht von Zellen, die am Rücken zylindrisch sind und ventralwärts niedriger werden. Die im Innern eingeschlossenen Zellen zeigen sich in dreifach verschiedener Weise differenziert und wandeln sich demgemäß auch später in drei verschiedene Organe, in Chorda, Darmdrüsenblatt und mittleres Keimblatt, um. Erstens findet sich an der Decke des Urdarms (*dh*) unter der Rückenrinne bis nahe zum Urmund ein schmaler Streifen hoher zylindrischer Zellen (*ch*); er gleicht Punkt für Punkt der Chordaanlage in unserem Schema (Fig. 163 *ch*) und in dem Querschnitt durch

den Amphioxus (Fig. 159 u. 160). Zweitens grenzen jederseits an die Chordaanlage zwei Streifen (mk^1, mk^2) kleiner, ovaler Zellen, die etwa bis in die Mitte der Seitengegend des Embryos herabreichen. An der Begrenzung des Urdarms nehmen sie nicht teil, da ihnen von innen eine dritte Art von großen, dotterreichen Zellen (*ik*) auflagert. Diese beginnen am Rande der Chordaanlage in einfacher Schicht, werden weiter nach abwärts zwei Lagen stark und gehen so in die voluminöse Ansammlung von Dotterzellen über, welche bei allen Amphibienembryonen die Bauchseite einnimmt und die Gastrulahöhle fast ganz ausfüllt. Sie entsprechen, wenn wir in unserem Vergleiche fortfahren, dem Darmdrüsenblatt, während die kleinzelligen Massen, die von den Seitenrändern der Chordaanlage aus sich zwischen Darmdrüsenblatt und äußeres Keimblatt hineingeschoben haben, den Zellen zu vergleichen sind, welche beim Amphioxus und in unserem Schema die Wand der Leibessäcke oder das mittlere Keimblatt liefern.

Es ist daher der Schluß gerechtfertigt und sehr naheliegend, daß *bei Triton die beiden mittleren Keimblätter im vorderen Bereich des embryonalen Körpers durch einen Ausstülpungsprozeß zu beiden Seiten der Chordaanlage, wie beim Amphioxus, entstanden sind. Denn der einzige Unterschied besteht nur darin, daß in dem einen Fall die ausgestülpte Zellenmasse einen Hohlraum, im anderen Fall keinen einschließt, daß sie daher, wie man sich in der vergleichenden Embryologie kurz ausdrückt, dort eine offene, hier eine geschlossene Falte darstellt.*

Ein Querschnitt durch den Urmund des Tritonembryos (Fig. 168) ist unserem zweiten Schema (Fig. 165) zu vergleichen. Den hohlen Leibessäcken der Fig. 165 entsprechen die soliden Zellenstreifen, welche die Anlagen des mittleren Keimblattes sind. In der Nähe des Urmundes (*u*) spalten sie sich sogar in zwei Lamellen. Die eine Lamelle (mk^1) geht, wie in unserem Schema, in das innere Blatt der Urmundlippe über und schlägt sich an ihrem Rande in das äußere Keimblatt (*ak*) um; die andere Lamelle (mk^2) dagegen hängt mit der Masse der Dotterzellen (*dz*) zusammen, die sich wie ein Wall vor den Urmund legt und als RUSCONIscher Dotterpfropf (*dp*) in ihn hineinragt.

Fig. 168. **Querschnitt durch den Urmund eines Embryos von Triton mit schwach ausgeprägter Rückenrinne.** *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt; mk^1, mk^2 parietale und viszerale Lamelle des mittleren Keimblattes; *u* Urmund; *dz* Dotterzellen; *dp* Dotterpfropf; *dh* Darmhöhle.

Nach rückwärts vom Urmund breitet sich das mittlere Keimblatt noch eine Strecke weit aus, aber hier als eine einzige, zusammenhängende Masse, die sich vom hinteren (ventralen) Urmundrand aus als eine geschlossene Falte zwischen äußeres und inneres Keimblatt (resp. Dottermasse) hineinschiebt.

Nach den Gegenden, in welchen das mittlere Keimblatt mit dem Darmdrüsenblatt längere Zeit zusammenhängt, wie uns die Geschichte

seiner ersten Entstehung gelehrt hat, läßt es sich in zwei Bezirke zerlegen, in einen Bezirk, der sich zu beiden Seiten der Chorda ausbreitet, und in einen zweiten, der den Urmund umgibt. Der eine kann als gastrales, der andere als peristomales Mesoderm (Rabl) bezeichnet werden.

Die weitere Entwicklung der Mesoderm-, Chorda- und Darmanlage führt an den Stellen, wo jetzt noch ein Zusammenhang besteht, später eine vollständige Sonderung herbei und läßt dadurch die Übereinstimmung mit den beim Amphioxus erhaltenen Befunden noch schärfer hervortreten.

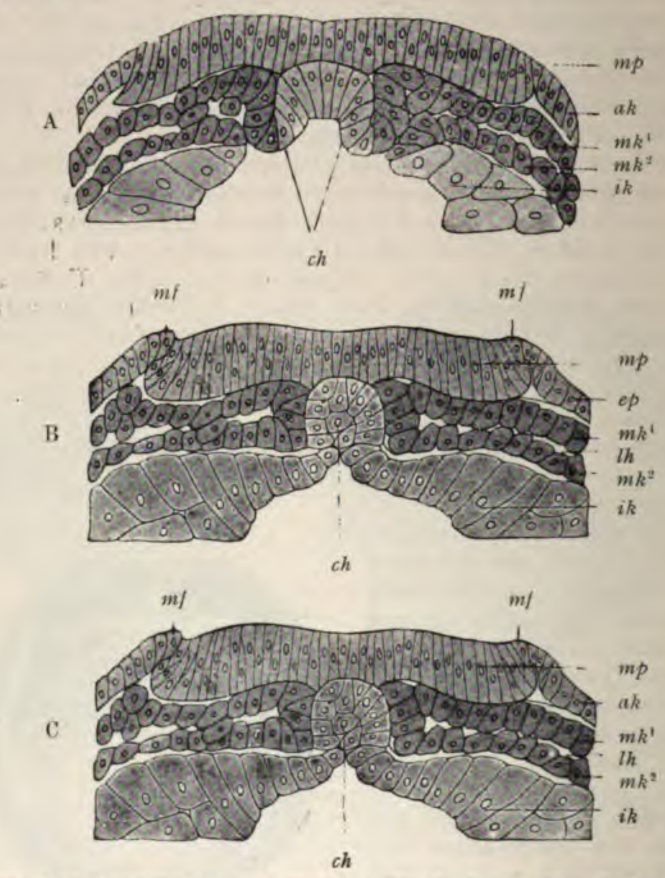


Fig. 169. **Drei Querschnitte aus einer Schnittserie durch einen Triton-Embryo an welchem die Medullarwülste hervorzutreten beginnen.** Die Schnitte illustrieren die Entwicklung der Chorda aus der Chordaanalage und die Abschnürung der beiden Hälften des mittleren Keimblattes. *ak*, *ik*, mk^1, mk^2 wie oben; *mp* Medullarplatte; *mf* Medullarfalten; *ch* Chorda; *lh* Leibeshöhle.

Der Sonderungsprozeß wird zunächst dadurch eingeleitet, daß sich die Chordaplatte einkrümmt und zur Chordarinne wird (Fig. 169 A, *ch*). Indem sie sich hierbei an ihren Rändern kontinuierlich in die parietale Lage des mittleren Keimblattes (mk^1) fortsetzt, entstehen an der Decke des Urdarms die beiden kleinen Chordafalten, welche die Rinne zwischen sich fassen. Mit ihren freien Rändern stoßen sie dicht an den Umschlagsrand, an welchem die viszerale Lamelle des

mittleren Keimblattes (*mk*²) in das Darmdrüsenblatt (*ik*) umbiegt und die Urdarmfalte bildet. Man vergleiche hiermit das entsprechende Stadium vom Amphioxus (Fig. 160).

Auf einem nächstfolgenden Stadium (Fig. 169 B), in welchem sich die verdickte, aus langen Zylinderzellen bestehende Medullarplatte deutlich von den kleiner gewordenen, kubischen Elementen des Hornblattes absetzt, beginnt sich das mittlere Keimblatt an der Einstülpungsstelle von seiner Umgebung abzuschnüren; die parietale Lamelle löst sich von der Chordaanlage, desgleichen die viszerale Lamelle vom Darmdrüsenblatt ab, und beide verschmelzen hierauf mit ihren abgelösten Rändern untereinander. Durch diesen Vorgang ist die Anlage des Leibessackes oder des mittleren Keimblattes nach allen Seiten eine in sich abgeschlossene und von der Umgebung getrennte. Gleichzeitig haben sich Chordaanlage (*ch*) und Darmdrüsenblatt (*ik*) ebenfalls wieder, wie auf dem Durchschnitt durch einen Amphioxus-Embryo (Fig. 161), mit ihren freien Rändern aneinander gelegt, so daß die Chordaanlage wie eine Verdickung des Darmdrüsenblattes erscheint und noch eine Zeitlang an der oberen Begrenzung des Darmes teilnimmt.

Auch dieses Stadium verändert sich rasch durch einen zweiten Sonderungsprozeß. Die zu einem soliden Stab umgebildete Chordaanlage wird nach und nach von der Begrenzung des Darmes ausgeschlossen (Fig. 169 C), dadurch, daß unter ihr die aus großen Dotterzellen zusammengesetzten Hälften des Darmdrüsenblattes (*ik*) einander entgegenwachsen und in einer medianen Naht verschmelzen (siehe Amphioxus, Fig. 162).

Schluß des bleibenden Darmes an der Rückenseite, Abschnürung der beiden Leibessäcke vom inneren Keimblatt und Entstehung der Chorda dorsalis sind somit bei den Amphibien wie beim Amphioxus Prozesse, die auf das Innigste ineinander greifen. Auch hier beginnt die Abschnürung der genannten Teile am Kopfende des Embryos und schreitet langsam nach hinten fort. Am hinteren Ende aller Wirbeltierembryonen aber bleibt noch lange Zeit eine Neubildungszone bestehen, durch deren Vermittlung das Längenwachstum des Körpers bewirkt wird.

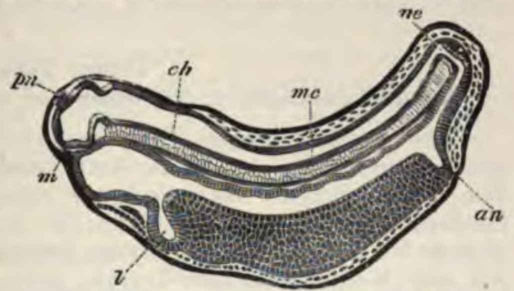


Fig. 170. **Längsdurchschnitt durch einen älteren Embryo von Bombinator.** Nach GÖTTE. *m* Mund; *an* After; *l* Leber; *ne* Canalis neurentericus; *mc* Medullarrohr; *ch* Chorda; *pn* Zirbeldrüse.

Jetzt tritt auch bald der Zeitpunkt ein, auf welchem bei den Embryonen der Tritonen die Leibeshöhle sichtbar wird. Denn nachdem die Abschnürung der oben namhaft gemachten Organe vollendet ist, weichen die beiden mittleren Keimblätter am Kopfende des Embryos und zu beiden Seiten der Chorda auseinander und lassen eine linke und eine rechte Leibeshöhle (Enterocöl) hervortreten, welche nach meiner Auffassung nur wegen der innigen gegenseitigen Berührung ihrer Wandungen auf den vorhergehenden Stadien nicht zu erkennen war.

Mittlerweile hat sich auch die Medullarplatte durch den schon früher beschriebenen Faltungsprozeß in das unter der Epidermis befindliche Nervenrohr (Fig. 170 *me*) umgebildet. Da dieses später den Urmund umwächst und durch seine Vermittlung noch einige Zeit mit dem Darmrohr in Zusammenhang bleibt, wie der vorstehende Längsdurchschnitt durch einen älteren Embryo von Bombinator aufs deutlichste lehrt, findet sich eine dem Canalis neurentericus des Amphioxus (vgl. Fig. 158 *cn*) entsprechende Bildung (Fig. 170 *ne*) auch bei den Amphibien. Hinsichtlich einiger Unterschiede, die sich in nebensächlichen Dingen zwischen Urodelen und Anuren zeigen, muß auf die ausführlichere Darstellung im Handbuch der Entwicklungslehre verwiesen werden.

Von einigen Forschern, GÖTTE, BRACHET, BONNET u. a., wird die Entwicklung des mittleren Keimblattes durch Delamination vom inneren Blatt erklärt. Die Abspaltung soll von unten nach oben erfolgen und dabei soll das sich trennende mittlere Keimblatt nur in der Medianebene mit seinen Nachbarorganen, mit der Chordaanlage und dem inneren Keimblatt längere Zeit in Verbindung bleiben. Bei dieser Verschiedenheit der Darstellungen handelt es sich weniger um eine Verschiedenheit der ihnen zugrunde liegenden Befunde als vielmehr um Unterschiede in der Deutung und Ausdrucksweise. Das gleiche wiederholt sich bei der Auffassung von der Entstehung der Leibeshöhle. Die einen Forscher halten sich mehr an den einzelnen, ihnen zur Beschreibung vorliegenden Befund, die anderen dagegen lassen sich bei ihrer Darstellung auch von vergleichenden Gesichtspunkten leiten, die durch Untersuchung anderer Formen gewonnen wurden, sowie überhaupt von den allgemeinen Prinzipien, die sich in der tierischen Formbildung erkennen lassen und im vierten Kapitel besonders besprochen wurden.

3. Dritter Typus.
Die Elasmobranchier, Teleostier und ein Teil der Ganoiden.

Noch tiefergreifende Abweichungen in der Entwicklung des mittleren Keimblattes, als sie die Amphibien darbieten, machen sich bei den mit reicherem Nahrungsdotter ausgestatteten und sich partiell furchenden Eiern der Elasmobranchier und Knochenfische bemerkbar. Obwohl bei beiden sich das mittlere Keimblatt in prinzipiell der gleichen Art und Weise entwickelt, besteht doch für das Studium ein großer Unterschied. Während die Teleostier infolge einer sehr dichten Zusammenlagerung der Keimblätter schwer zu deutende Bilder liefern, sind die Befunde bei den Elasmobranchiern so außerordentlich klar, daß in ihrer Beschreibung die verschiedenen Beobachter übereinstimmen. Wir werden uns daher auch bei der Darstellung des dritten Typus auf die Elasmobranchier beschränken.

Nach Ablauf der ersten Stadien der Gastrulation bietet der scheibenförmige Keim eines Selachiers ein Oberflächenbild dar, wie es Fig. 171 zeigt. Der Rand der Scheibe, welcher sich von der ungeteilten Dottermasse scharf absetzt, ist in seiner hinteren Hälfte (*mk*) verdickt und ist genau in seiner Mitte mit einer Einziehung, der wichtigen Randkerbe (*rk*) (RABL) versehen. Vor ihr springt eine kleine Erhebung (*h*) ein wenig über die Oberfläche der Scheibe vor und stellt die erste deutlicher ausgeprägte Anlage vom Kopfende des Embryos dar. In sie dringt eine mit der embryonalen Längsachse zusammenfallende Rinne von der

Randkerbe aus eine Strecke weit ein. Neben dem vorderen Ende der Scheibe befindet sich eine flache Erhebung, unter welcher sich ein Rest der ursprünglichen Keimblasenhöhle (*kh*) erhalten hat (die Blastocölblase von ZIEGLER).

Auf einem wenig älteren Stadium (Fig. 172) erheben sich vor der Randkerbe die beiden Medullarwülste und umgrenzen die Medullarfurche, außerdem hat sich die Randkerbe sehr vertieft, indem der hintere Rand der Keimhaut zwei Vorsprünge gebildet hat, die Kaudal- oder Schwanzlappen.

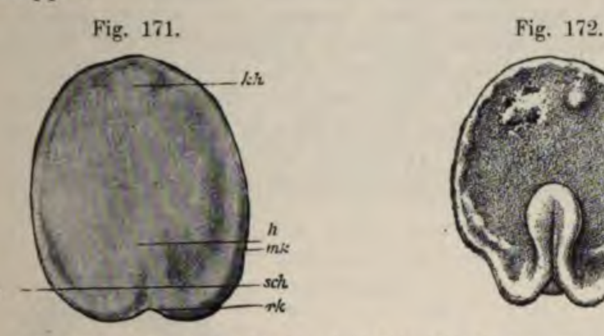


Fig. 171. **Oberflächenbild eines Embryos von Torpedo** (Stadium B). Nach ZIEGLER. *kh* Rest der Keimblasenhöhle; *mk* verdickter Randwulst, der die hintere Hälfte des Blastodermrandes einnimmt, sich allmählich nach vorn verdünnend. Die Verdickung beruht auf der Entwicklung des mittleren Keimblattes (*mk*); *rk* Randkerbe; *h* Hirnplatte.

Fig. 172. **Embryo von Torpedo im Stadium C.** Von BALFOUR.

An Querschnitten durch Fig. 171 sieht man das mittlere Keimblatt auftreten längs des früher beschriebenen Urmundrandes mit Ausnahme der Randkerbe, durch welche es unterbrochen und in eine linke und rechte Hälfte zerlegt wird (Fig. 173). Seine Entwicklung geschieht in der Weise, daß etwas nach einwärts von der Umschlagstelle des äußeren in das innere Keimblatt sich eine kleinzellige Masse in den Raum zwischen die beiden primären Keimblätter hineinschiebt, und



Fig. 173. **Querschnitt durch den in Fig. 171 abgebildeten Selachierkeim,** entsprechend der Linie *sch*. Nach ZIEGLER. *ak* äußeres, *ik*[1] inneres Keimblatt (Chordaentoderm); *ik*[2] inneres Keimblatt; *mk* mittleres Keimblatt; ** Mesodermbildungsrinne.

zwar längs einer tiefen Rinne **, welcher RÜCKERT den Namen Cölombucht, ZIEGLER den Namen Mesodermbildungsrinne gegeben hat. Durch sie wird die Urmundlippe, welche infolge des Auftretens des mittleren Keimblattes sehr verdickt ist, gewissermaßen in zwei kleine Lippen zerlegt, von welchen die obere weiter nach außen vorspringt als die untere.

Auf dem etwas weiter vorgerückten Entwicklungsstadium (Fig. 174), das durch das Auftreten der Medullarrinne charakterisiert ist, hat sich

zu dem eben beschriebenen noch ein zweites Ursprungsgebiet hinzugesellt. Es lassen sich nämlich an der Decke des Urdarms in ähnlicher Weise wie bei Amphioxus und bei den Tritonen drei Zonen am inneren Keimblatt unterscheiden. Unter der Medullarrinne ist, wie der Querschnitt Fig. 174 lehrt, wieder ein schmaler Streifen zylindrischer Zellen abgegrenzt, die Chordaanlage (*ch*), die von vorn bis hinten zur Randkerbe reicht. Zu ihren beiden Seiten verläuft eine tiefe Rinne **, welcher man gleichfalls wieder den Namen einer Cölombucht oder Mesodermbildungsrinne geben kann. Denn auch hier nimmt von ihr eine ansehnliche Zellenwucherung ihren Ausgang und schiebt sich beiderseits von der Chordaanlage als mittleres Keimblatt in den Zwischenraum zwischen den beiden Grenzblättern hinein. Sowohl von diesem als auch von dem früher beschriebenen Teil der Mesodermbildungsrinne gibt Rabl an, daß sich an ihrem Grund oder in geringer Entfernung davon häufig Kernteilungsfiguren vorfinden, wodurch man auf eine in ihrem Bereich stattfindende, lebhaftere Zellenvermehrung schließen muß.

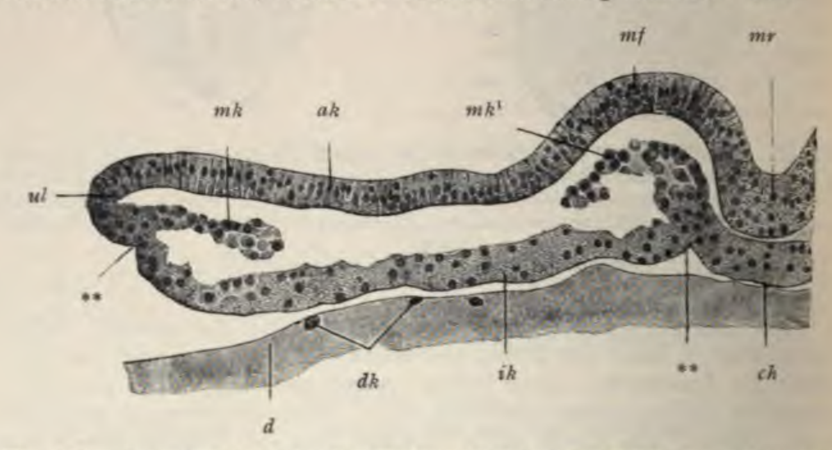


Fig. 174. **Querschnitt durch eine Embryonalanlage von Pristiurus melanostomus** (Stadium B von Balfour). Aus der vorderen Hälfte. Nach Rabl. Der Keim ist weiter entwickelt als der in Fig. 171 abgebildete und steht daher zwischen Fig. 171 und Fig. 172. *ak*, *ik*, *mk* äußeres, inneres und mittleres Keimblatt; *mk* peristomales, *mk*¹ gastrales Mesoderm; ** Mesodermursprungsrinne; *ul* Urmundlippe; *mf* Medullarfalte; *mr* Medullarrinne; *d* Dotter; *dk* Dotterkerne; *ch* Chordaanlage.

Wenn man sich vorstellt, daß von der Cölombucht aus sich eine Spalte in das mittlere Keimblatt hinein erstreckt und es in ein parietales und viszerales Blatt zerlegt, so erhält man zwei Taschen, die sich außen am Urmundrand und beiderseits von der Chorda in den Urdarm öffnen in analoger Weise wie in unseren oben (S. 200 u. 201) gegebenen Schemata (Fig. 165 u. 163).

Den Befund bei den Elasmobranchiern können wir daher dahin zusammenfassen, daß das mittlere Keimblatt seiner Anlage nach eine paarige Bildung ist; es besteht aus einer linken und einer rechten Hälfte, die durch die Chordaanlage voneinander getrennt sind. Jede Hälfte schiebt sich als ein zusammenhängendes Blatt von zwei Ursprungsstellen: 1. von dem Urmundrand und 2. seitlich von der Chordaanlage zwischen die Grenzblätter hinein, doch so, daß seitlich von der Randkerbe die beiden Ursprungsgebiete ineinander übergehen. Den Ursprung hat vom Urmund man als peripheren (Rückert) oder als peri-

stomalen (Rabl), den Ursprung zur Seite der Chordaanlage als axialen (Rückert) oder als gastralen (Rabl) unterschieden.

Die weiteren Veränderungen, wie die Umwandlung der Medullarrinne zum Nervenrohr und der Chordaanlage zur Chorda, sowie die Abschnürung des mittleren Keimblattes im Bereich der Cölombucht, bedürfen keiner weiteren Beschreibung, da sie sich in prinzipiell der gleichen Weise wie bei Amphioxus und den Amphibien vollziehen.

4. Vierter Typus. Die Sauropsiden.

Derselbe Unterschied, der sich zwischen den meroblastischen Eiern der Elasmobranchier und Teleostier auf der einen Seite und der Sauropsiden auf der anderen Seite in bezug auf die Entwicklung des inneren Keimblattes geltend macht, tritt auch bei der Anlage des mittleren Keimblattes hervor. Dort erfolgt die Anlage randständig entsprechend der Lage des Urmunds (peristomaler Mesoblast), hier mittelständig, und zwar von der Stelle aus, von der das innere Blatt seinen Ausgang genommen hat. Von den Reptilien, mit denen wir beginnen wollen, erhält man auch hierüber wieder außerordentlich viel klarere und leichter verständliche Bilder als von den Vögeln.

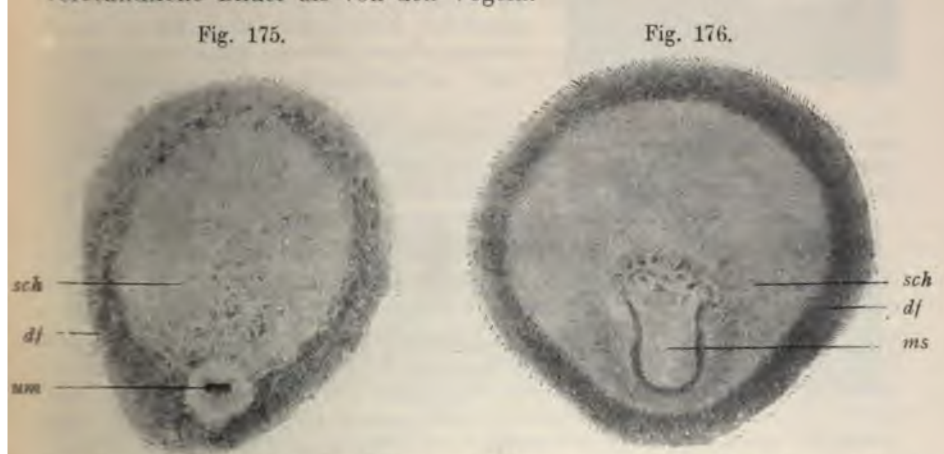


Fig. 175. **Rückenansicht eines Keims von Chelonia cacuana wenige Stunden nach der Eiablage.** Nach Mitsikuri.

Fig. 176. **Ventrale Ansicht eines Keims von Chelonia cacuana etwa 2 Tage nach der Eiablage.** Nach Mitsikuri. *df* dunkler Fruchthof; *ms* Mesodermsäckchen; *sch* Embryonalschild; *um* Urmund.

Die früher beschriebene kleine Delle auf der Primitivplatte (Fig. 125, 126) verwandelt sich allmählich in ein tiefes Grübchen (Fig. 175 u. 177) und später in einen nach vorn gerichteten Schlauch, der je nach den einzelnen Arten bald weiter, bald enger ist und als Mesodermsäckchen von mir bezeichnet worden ist, aus Gründen, die wir noch auf S. 213 erörtern werden. Seine Form und Ausdehnung kann man bei der Betrachtung der Keimhaut von ihrer unteren Fläche (Fig. 176) deutlich feststellen. Die Öffnung des Säckchens nach außen (Fig. 175 u. 177) ist direkt vergleichbar dem Urmund der Amphibien zur Zeit, wo sich in seinem Umkreis das mittlere Keimblatt anlegt. Die vordere Urmundlippe (Fig. 177) ist schärfer ausgeprägt und springt nach außen stärker hervor als die hintere Lippe, welche sich ohne schärfere Abgrenzung in

der Umgebung allmählich verliert. Der Urmund stellt längere Zeit einen queren Spalt dar (Fig. 177); später krümmt sich seine vordere Lippe halbmondförmig, mit nach hinten gerichteter Konkavität; sie wird hufeisenförmig und umfaßt einen kleinen nach außen vorspringenden Höcker, welcher sich dem Rusconischen Dotterpfropf vergleichen läßt. Eine sehr genaue Beschreibung der verschiedenen Formveränderungen, welche die vordere Urmundlippe bei der Schildkröte auf sieben verschiedenen Stadien erfährt, hat Mitsikuri gegeben und in sieben Diagrammen abgebildet (Fig. 178).



Fig. 177. **Oberflächenbild der Keimhaut der Natter mit breiter Urmundspalte.** Photogr. (Natter 6) des anat.-biol. Inst. Nach O. Hertwig.

Zwei Mediandurchschnitte durch das Mesodermsäckchen der Schlange auf einem jüngeren und älteren Stadium zeigen die Fig. 179 u. 180. In ihnen ist das mit seinem blinden Grund nach vorn gerichtete Säckchen (*ms*) in den Zwischenraum zwischen äußerem und innerem Keimblatt (*ik*) eingestülpt. Das Entoderm stellt eine einfache Lage abgeplatteter Zellen dar und hängt nach abwärts hier und da mit vereinzelten, sich verzweigenden Zellsträngen zusammen, die für die Keime einiger Reptilien, besonders aber der Schlangen charakteristisch sind und einen mit eiweißreicher Flüssigkeit erfüllten Hohlraum bis zum Nahrungsdotter ausfüllen.

Während die Decke des Mesodermsäckchens sehr dick und aus länglichen, zylindrischen Zellen zusammengesetzt ist (Fig. 180), wird der Boden erheblich dünner und besteht aus platten Zellen. Nach hinten geht er in die Primitivplatte über, welche aus einem großen Haufen locker zusammenliegender Zellen besteht, als Wulst nach außen hervortritt und den Urmund von hinten begrenzt. Der Umschlag an der vorderen Urmundlippe zeigt den Übergang des äußeren Keimblattes in die Decke des Mesodermsäckchens. Dieses erreicht an älteren Keimhäuten einen noch etwas größeren Umfang; vor allen Dingen aber erfährt es, wie die Medianschnitte (Fig. 181 u. 182) lehren, eine sehr wichtige und interessante Veränderung. Sein Boden hat sich längs eines Streifens in der Medianebene mit dem dünnen inneren Keimblatt verbunden und hat hierauf in dieser Gegend eine größere Zahl spaltartiger Durchbrechungen erfahren, die sich allmählich erweitern, bis eine einzige große Durchbruchsöffnung unter Resorption der Zellbrücken entstanden ist. Das Einstülpungssäckchen hat sich demnach jetzt in den unter dem Darmdrüsenblatt gelegenen Raum eröffnet.

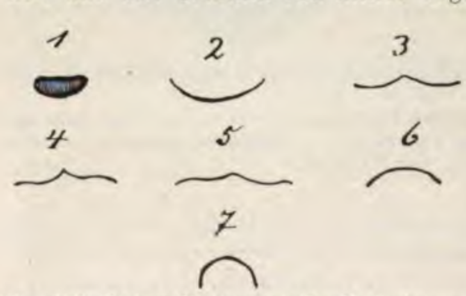


Fig. 178. **Sieben Stadien von der Veränderung des Urmunds der Schildkröte.** Nach Mitsikuri.

Auch an abpräparierten Keimhäuten der entsprechenden Stadien kann man bei Betrachtung von der unteren Fläche die Entstehung der Durchbrechungen am Boden des Mesodermsäckchens verfolgen. Ein



Fig. 179. **Längsschnitt durch ein in Bildung begriffenes Mesodermsäckchen der Natter.** Photogr. (Natter 41[5]) des anat.-biol. Inst. *ms* Höhle des Mesodermsäckchens; *bms* Boden desselben; *pr* Primitivplatte; *ik* inneres Keimblatt; *str* subgerminale Zellstränge desselben, *ul* vordere Urmundlippe; *d* Dotter; *dh* mit gelöstem Eiweiß erfüllter Hohlraum unter dem inneren Keimblatt; *mk* mittleres Keimblatt. Nach O. HERTWIG.



Fig. 180. **Längsschnitt durch ein größer gewordenes Mesodermsäckchen der Natter kurz vor dem Durchbruch.** Photogr. (Natter 5[3]) des anat.-biol. Inst. Nach O. HERTWIG.

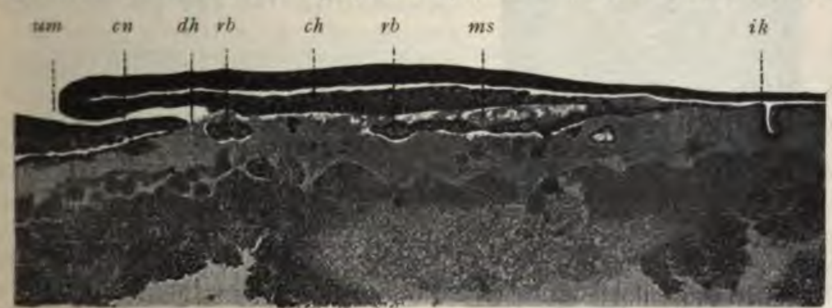


Fig. 181. **Längsschnitt durch ein Mesodermsäckchen der Natter, dessen Boden im Durchbruch begriffen ist.** Präp. (Natter Nr. 29[2]) des anat.-biol. Inst. (Buchstabenbezeichnung siehe Fig. 182.) Nach O. HERTWIG.

Präparat vom Gecko (Fig. 183) zeigt die beim Durchbruch noch stehen gebliebenen, netzförmig verbundenen Zellstränge, die aber später auch noch schwinden. Den größten Umfang erreicht nach den Angaben von

WILL das Mesodermsäckchen beim Gecko, wo es „von der vorderen Urmundlippe an gerechnet eine Länge von ca. 1,08 mm und dabei auch eine sehr respektable Breite erreicht". Drei von WILL gegebene Medianschnitte (Fig. 184 und 185), durch drei verschieden alte Stadien, von welchen das dritte den Durchbruch des Bodens und die Eröffnung in die Darmhöhle zeigt, entsprechen genau den Photogrammen von den drei Längsschnitten der Natter (Fig. 180 und 182).

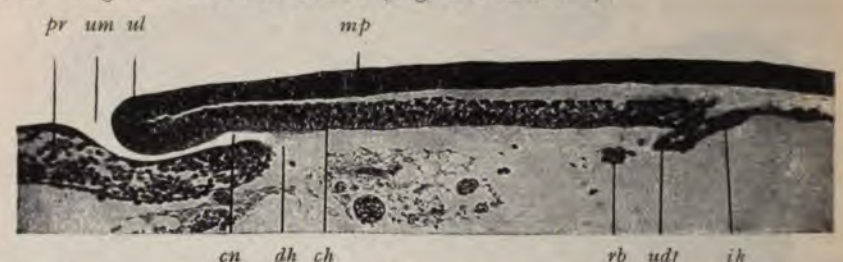


Fig. 182. **Längsschnitt durch ein noch etwas älteres Stadium des in ganzer Ausdehnung eröffneten Mesodermsäckchens der Natter.** *pr* Primitivplatte, welche nach vorn in den Boden des Mesodermsäckchens übergeht, der noch nicht durchgebrochen ist; *rb* strangförmige Reste des Bodens; *udf* Urdarmfalte; *ch* Chordaanlage; *ul* vordere Urdarmlippe; *mp* Medullarplatte; *ms* Höhle des Mesodermsäckchens; *cn* Canalis neurentericus; *um* Urmund; *dh* Raum unter dem Darmdrüsenblatt; *ik* inneres Keimblatt. Nach HERTWIG.

Während beim Gecko und den Schlangen in dem Mesodermsäckchen eine relativ weite Höhle eingeschlossen ist, wird sie bei der Eidechse sehr eng, wodurch ein Übergang zu den Verhältnissen bei den Vögeln angebahnt wird.

Aus den seitlichen Wandungen des Mesodermsäckchens entwickeln sich, wie schon durch den Namen angegeben wird, die mittleren Keimblätter. Am besten unterrichtet man sich hierüber an Serien von Querschnitten. Eine Auswahl von solchen geben die Fig. 186—189, welche ein älteres Stadium mit einem schon eröffneten Mesodermsäckchen der Natter betreffen. In den Querschnitten 188 und 189 sind solide Zellenmassen, die mittleren Keimblätter, in den Zwischenraum zwischen Ektoderm und Entoderm beiderseits vom Mesodermsäckchen hineingewachsen und sitzen ihm wie zwei Flügel an, die sich nach ihrem Rand allmählich verdünnen. Von den Grenzblättern überall durch einen schmalen Spalt getrennt, können sie ihren Ursprung nur in der Wand des Mesodermsäckchens haben. Da aus der Decke desselben die Chorda hervorgeht, entsprechen die Mesodermflügel dem gastralen oder axialen Mesoderm der Amphibien und Elasmobranchier. Aber auch der „peristomale Teil" fehlt nicht; denn auf einem Querschnitt durch die äußere Öffnung des Säckchens (Fig. 187) sieht man an den Wülsten (*ul*), die den seitlichen Urmundlippen der

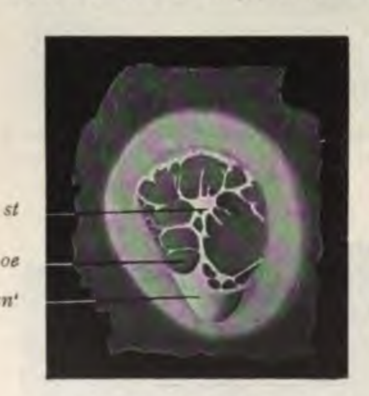


Fig. 183. **Vom Dotter abgehobene Keimhaut vom Gecko, in der Ansicht von unten.** *oe* durch Durchbruch entstandene Öffnungen im Boden des Mesodermsäckchens; *st* stehen gebliebene Zellstränge; *cn'* untere Wand des Canalis neurentericus.

Amphibien vergleichbar sind und das vordere Ende der Primitivplatte zwischen sich fassen, zu beiden Seiten der letzteren (*pr*) ebenfalls das mittlere Keimblatt in Form zweier etwas weniger stark entwickelter Flügel auftreten. Da nach hinten die Urmundlippen bald verstreichen, zeigen noch weiter rückwärts gelegene Querschnitte der Serie (Fig. 186) die flache Primitivplatte, in deren Umgebung sich jetzt ebenfalls noch die mittleren Keimblätter ausbreiten. In der Primitivplatte selbst sind Ekto-, Meso- und Entoderm zu einer einzigen Zellenmasse verschmolzen.

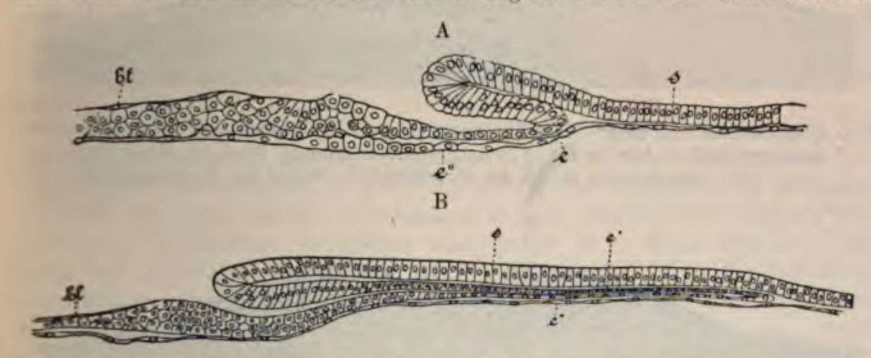


Fig. 184 A. **Medianer Längsschnitt durch einen Embryo des Gecko** (Platydactylus mauritanicus) mit bereits nach vorn gerichtetem Mesodermsäckchen. Nach WILL. *s* äußeres Keimblatt des Schildes; *bl* desgleichen der Area opaca; *e'* Mesodermsäckchen; *e''* inneres Keimblatt.

Fig. 184 B. **Medianer Längsschnitt durch einen Embryo vom Gecko im zweiten Gastrulastadium.** Nach WILL. Bezeichnung wie in Fig. 184 A.

Querschnitte durch den vorderen Teil des Mesodermsäckchens liefern Bilder, wie sie von den Amphibien und Elasmobranchiern wohl bekannt sind. Infolge des an seinem Boden eingetretenen Durchbruchs (Fig. 189) sind zu beiden Seiten von der Chordaanlage (*ch*) zwei lippenartige Vorsprünge (*udl*) entstanden, an denen das Darmdrüsenblatt in



Fig. 185. **Medianer Längsschnitt durch einen Embryo vom Gecko, dessen Mesodermsäckchen im Durchbruch begriffen ist.** Nach WILL. *Kg* Canalis neurent., bei *x* ein vorläufig stehen gebliebener Rest der unteren Wand des Kanals nebst dem darunter wegziehenden inneren Keimblatt. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 184 A.

das mittlere Keimblatt kontinuierlich übergeht und in denen wir nach ihrer Lage und sonstigen Beziehung die Urdarmlippen wiedererkennen, wie sie von anderen Objekten schon mehrfach beschrieben wurden. Wenn wir uns das mittlere Keimblatt in den Fig. 187—189 in sein parietales und viszerales Blatt getrennt denken, so erhalten wir zwei Cölomtaschen, die hinten von den Urmundlippen (peristomaler Mesoblast) ausgehen, sich dann nach vorn in das Mesodermsäckchen und noch weiter nach vorn zu beiden Seiten der Chordarinne in den Urdarm öffnen. Die Übereinstimmungen mit unseren Schemata (Fig. 163 u. 165) liegen offen zutage.

Durch das Studium der Querschnittserien und ihren Vergleich mit den Längsschnitten gewinnt man erst einen vollen Einblick in die

Bedeutung der Einstülpung für die Blätterbildung. Denn wir erfahren, daß aus der Wand des Säckchens sich die Chorda und die mittleren Keimblätter entwickeln. Überzeugender als bei Amphibien ist hier der Nachweis zu führen, daß die mittleren Keimblätter weder vom inneren



Vier Querschnitte aus einer Serie der Natter, deren Keim sich auf einem Gastrulastadium ähnlich dem in Fig. 177 dargestellten befand. Nach O. Hertwig.
Fig. 186. **Querschnitt durch die Primitivplatte hinter der Urmundgrube.**



Fig. 187. **Querschnitt durch die Urmundgrube, umgeben von den lateralen Urmundlippen.**

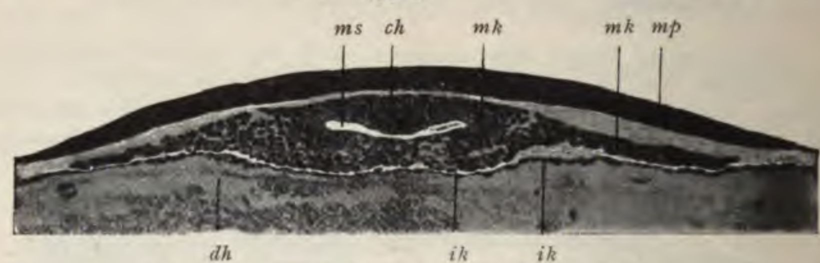


Fig. 188. **Querschnitt durch das Mesodermsäckchen.**



Fig. 189. **Querschnitt durch das Mesodermsäckchen an der Stelle, wo der Durchbruch in den Urdarm erfolgt ist.** *ik* inneres; *mk* mittleres Keimblatt; *mp* Medullarplatte; *ms* Höhle des Mesodermsäckchens; *ch* Chordaanlage; *udf* Urdarmfalten; *uh* Darmhöhle; *ul* seitliche Urmundlippe; *um* Boden des Urmunds; *pr* Primitivplatte.

noch vom äußeren Keimblatt durch Abspaltung herrühren, sondern durch ein in der Umgebung des Urmundes stattfindendes Einwachsen von Zellenmassen, durch Invagination. Da das Einstülpungssäckchen zur Auskleidung der Darmhöhle nichts beiträgt, diese vielmehr von

einem Zellenblatt begrenzt wird, das schon in einem vorausgegangenen Zeitraum entstanden ist, kann sein Hohlraum nicht schlechtweg als Urdarm bezeichnet und mit der Einstülpung beim Amphioxus und den Amphibien verglichen werden, wie gewöhnlich geschehen ist. Es besteht zwischen beiden, wenn wir uns eines Ausdrucks der vergleichenden Anatomie bedienen, nur eine inkomplette Homologie. Denn die Wand des Säckchens der Reptilien entspricht einzig und allein dem dorsalen Abschnitt vom Urdarm des Amphioxus, soweit von ihm Chordaanlage und Mesoderm abstammen. Das ist auch der Grund gewesen, warum ich die Einstülpung der Reptilien anstatt Urdarm „Mesodermsäckchen" nach dem wichtigsten Teil, den es liefert, zu bezeichnen vorgeschlagen habe.

Bei einem Vergleich der Keimblattbildung der Amphibien und Elasmobranchier mit derjenigen der Reptilien ist ferner der interessante Unterschied festzustellen, daß der Charakter der Invagination bei jenen während der Bildung des inneren, bei diesen während der Bildung des mittleren Keimblattes deutlicher ausgeprägt ist. Wenn wir den Vorgang der Gastrulation so weit reichen lassen, bis auch die mittleren Keimblätter sich angelegt haben, so können wir bei demselben mit Hubrecht, Keibel und Wenkebach eine erste und eine zweite Phase unterscheiden, eine erste, durch welche sich das innere, und eine zweite durch welche sich das mittlere Keimblatt anlegt.

Beide Phasen sind bei den Reptilien schärfer voneinander abgegrenzt als bei den Elasmobranchiern und Amphibien, bei welchen sie mehr ineinander übergehen. Es hängt dies damit zusammen, daß in der zweiten Phase das durch Einstülpung gebildete Säckchen vom zuerst entstandenen, inneren Keimblatt getrennt ist. Erst nachträglich wird die sekundär entstandene Trennung wieder rückgängig gemacht, wenn der Boden des Säckchens in den unter dem Darmdrüsenblatt gelegenen Hohlraum durchbricht. Erst nachdem hierdurch die Chorda in die Decke des Urdarms wieder nachträglich eingeschaltet worden ist, erhält man bei den Reptilien Querschnittsbilder, die mit denen der bisher untersuchten Wirbeltierklassen Punkt für Punkt übereinstimmen.

Die bei den Reptilien gemachten Beobachtungen sind besonders wichtig für das Verständnis der Keimblattbildung bei den Vögeln, bei denen die Gastrulation in hohem Grade modifiziert ist. Beim Hühnerembryo beginnen die Erscheinungen, mit denen wir uns jetzt beschäftigen wollen, in der 5.—8. Stunde der Bebrütung und dehnen sich etwa bis zum Ende des ersten Brüttages aus. Je älter die Keimhäute werden, um so leichter lassen sie sich vom Dotter, dessen oberflächliche Schicht (weißer Dotter) in der Umgebung des Panderschen Kerns verflüssigt wird, abpräparieren, und um so deutlicher macht sich der schon früher besprochene Gegensatz zwischen hellem und dunklem Fruchthof bemerkbar. Der helle Fruchthof, in dessen Bereich sich die zweite Phase der Gastrulation abspielt, hat zuerst eine runde, dann ovale Form, später nimmt sein Längsdurchmesser erheblich zu. In seinem hinteren Bereich und entsprechend der späteren Medianebene des Embryos tritt eine streifenartige Trübung auf, die sich nach hinten etwas verbreitert und bis nahe an den Rand des dunkeln Fruchthofes heranreicht. Es ist der Primitivstreifen (die Achsenplatte von Remak), ein außerordentlich wichtiges Gebilde, da von ihm die Entwicklung des mittleren Keimblattes ausgeht und da er die Stelle der Keimhaut bezeichnet,

welche dem Urmund niederer Wirbeltiere und der Reptilien entspricht. BONNET hat daher für ihn auch geradezu den Namen „Urmundleiste" vorgeschlagen. Zu seiner Demonstration mögen die Fig. 190 und 191

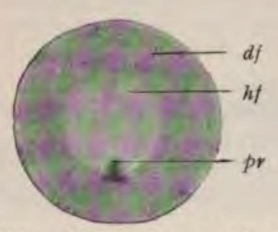


Fig. 190. **Keimhaut von Haliplana mit dem frühesten Auftreten des Primitivstreifens** (*pr*). Nach SCHAUINSLAND. *df*, *hf* dunkler und heller Fruchthof.

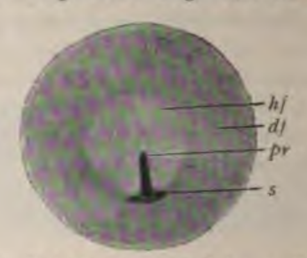


Fig. 191. **Keimhaut von Haliplana mit weiter entwickeltem Primitivstreifen** (*pr*). Nach SCHAUINSLAND. *s* sichelförmige Verbreiterung von *pr*; *df*, *hf* dunkler, heller Fruchthof.

dienen, welche SCHAUINSLAND von Haliplana gewonnen hat. Von Stunde zu Stunde nimmt der Primitivstreifen an Länge und Deutlichkeit zu, bis er etwa beim Hühnerembryo die Länge von 2 mm erreicht hat (Fig. 192). Jetzt läßt sich auch eine feine Furche, die Primitiv- oder Urmundrinne, besser unterscheiden; sie wird von den nur wenig hervortretenden Primitivfalten oder Urmundlippen eingesäumt und ist in der vorderen Hälfte tiefer als in der hinteren.

Fig. 192.

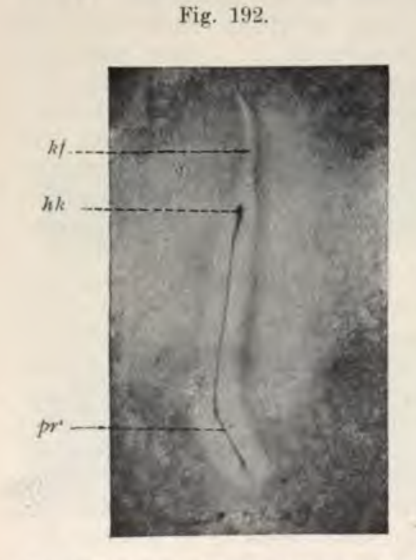


Fig. 193.

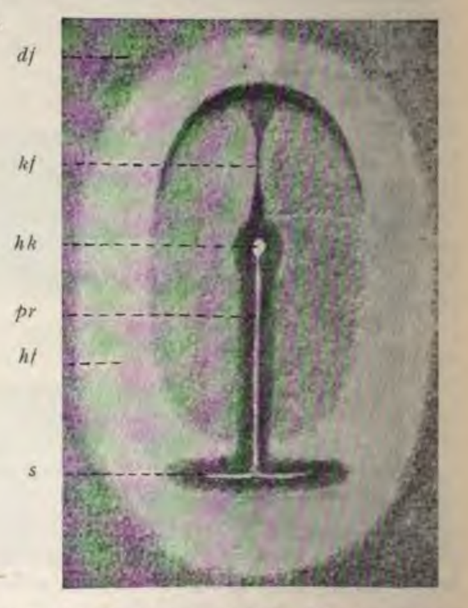


Fig. 192. **Langer Primitivstreifen mit kurzem Kopffortsatz einer 26 Stunden bebrüteten Keimhaut vom Hühnerembryo.** *kf* Kopffortsatz; *hk* HENSENscher Knoten; *pr'* hinterer, seitwärts gekrümmter Teil der Primitivrinne. Nach HERTWIG. Photogramm des anat.-biol. Inst.

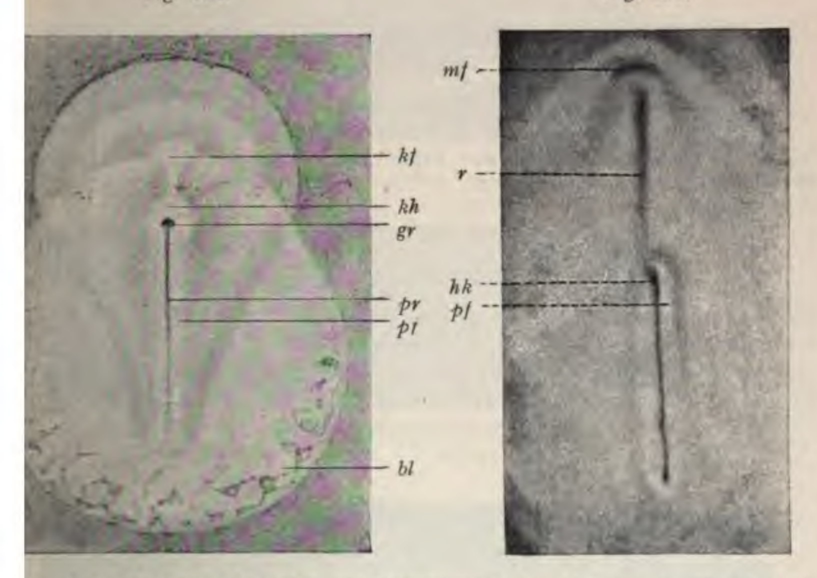
Fig. 193. **Keimhaut vom Sperling** mit weit entwickelter Primitivrinne *pr*; Sichelrinne *s*; HENSENscher Knoten mit tiefer Einstülpung *hk* und Kopffortsatz *kf*. Nach SCHAUINSLAND. *s* Sichel; *df*, *hf* wie früher.

Das vordere Ende des Primitivstreifens zeigt besonders an älteren Keimhäuten eine kleine, nach außen hügelig vorspringende Verdickung,

lcher die Primitivrinne ihre größte grubenartige Vertiefung er- Eine solche ist noch viel besser als beim Huhn bei einigen n Vogelarten, beim Sperling (Fig. 193), bei Diomedea (Fig. 194) usw. prägt (SCHAUINSLAND). Die Verdickung mit ihrer Grube soll noten des Primitivstreifens bezeichnet werden; sie ent- t dem gleichnamigen Gebilde in der Keimhaut der Säugetiere.

In der 16.—24. Stunde der Bebrütung des Hühnereies entwickelt or dem Knoten und in seiner Verlängerung der sogenannte **Kopf- z** (*kf*), ein kurzer, später an Länge zunehmender, trüber Streifen, den vorderen Bezirk des hellen Fruchthofes, ihn halbierend, hinein- (Fig. 192, 193 u. 194). Der Kopffortsatz entspricht der Gegend, lcher sich etwas später das äußere Keimblatt zur Medullarplatte kt und gegen die Umgebung durch Erhebung der Rückenwülste

Fig. 194. Fig. 195.



4. **Keimhaut von Diomedea** mit Primitivrinne *pr*; HENSENscher Knoten *hk* fer Gruppe *gr*; Kopffortsatz *kf*. Nach SCHAUINSLAND. *pf* Primitivfaden; *bl* Blutgefäße.

5. **Keimhaut des Hühnchens nach 33 Stunden Bebrütung.** *hk* HENSENscher ; *pf* Primitivfalte; *r* Rückenrinne; *mf* vordere Medullarfalte. Nach HERTWIG. Photogramm des anat.-biol. Inst.

er abgrenzt. Die Medullarplatte wird hierauf durch die schon n Amphibien erwähnte Rückenrinne (Fig. 195 *r*) halbiert, welche iger Entfernung vor dem Knoten aufhört und welche, wenn wir s nach hinten verlängert denken, nicht in die Primitivrinne über- , sondern ein wenig zur Seite abweichen würde.

Während aller dieser Veränderungen, die bei der Untersuchung berfläche wahrnehmbar sind, hat sich natürlich die Keimhaut m Dotter in der Fläche sehr stark ausgedehnt und ist auch der Fruchthof erheblich größer als am Anfang der Bebrütung ge- n; auch hat er sich mehr in der Längsachse gestreckt und die einer Birne (Fig. 194) angenommen, deren spitzes Ende nach gerichtet ist.

Die Erklärung für die beschriebenen Oberflächenbilder liefert das Studium von Schnittserien. Es lehrt, daß der Primitivstreifen, wenn er sich im hellen Fruchthof zu zeigen beginnt, durch eine lebhafte Zellenwucherung im äußeren Keimblatt längs eines sehr schmalen, axialen Gebietes hervorgerufen wird. Zahlreiche Kernteilungsfiguren treten hier auf, während sie mehr seitwärts seltener zu finden sind. Infolge der Wucherung ist das äußere Keimblatt längs der Mittellinie mehrschichtig geworden, und zwar so, daß eine über die untere Fläche vorspringende Leiste (Fig. 196 *pr*) entstanden ist. Es scheiden nämlich die neugebildeten Elemente aus dem Niveau des äußeren Keimblattes aus und treten, wie sich aus der Form und lockeren Vereinigung der Zellen schließen läßt, durch amöboide Bewegung in den Spaltraum zwischen den beiden Grenzblättern hinein.



Fig. 196. **Querschnitt durch den Primitivstreifen einer Hühner-Keimhaut nach 10 Stunden Bebrütung.** Photogr. 27[7] des anat.-biol. Inst. *mf* Mesodermflügel; *pr* Primitivrinne; *w* Zellwucherung; *ak* äußeres, *ik* inneres Keimblatt; *d* Dotter. Nach O. Hertwig.

An der Entwicklung des Primitivstreifens ist das innere Keimblatt (*ik*) nicht in der geringsten Weise beteiligt. Denn es bildet eine einfache Lage außerordentlich abgeplatteter Elemente, die wie Endothelien aussehen und von der unteren Fläche des Primitivstreifens überall durch einen Spalt auf das deutlichste getrennt sind.



Fig. 197. **Querschnitt durch einen etwas weiter als in Fig. 196 entwickelten Primitivstreifen einer Hühner-Keimhaut, gleichfalls nach 10 Stunden Bebrütung.** Photogramm No. 41[11] des anat.-biol. Inst. Nach O. Hertwig.

Wie sich an Querschnitten durch etwas ältere Keimhäute (Fig. 197) verfolgen läßt, breitet sich die längs eines ziemlich schmalen Streifens aus dem Ektoderm entstandene Zellenmasse nach beiden Seiten hin in dem Spaltraum zwischen den beiden Grenzblättern aus. So kommen zwei flügelartige Fortsätze zustande, die zu beiden Seiten aus dem Primitivstreifen breit entspringen, sich nach dem Rande zu verschmälern und schließlich in eine einfache Zellenlage auslaufen. Es sind die Anlagen der mittleren Keimblätter. Bei ihrer peripheren Ausbreitung erreichen sie später die Grenze zwischen hellem und dunklem Fruchthof und dringen von da ab in den Bereich des letzteren noch weiter vor, wobei sie immer durch einen Spaltraum von den beiden Grenzblättern

getrennt bleiben; daher können sie auch zu keiner Zeit Zellenmaterial zu ihrem Wachstum von ihnen beziehen.

Während der Flächenausdehnung der mittleren Keimblätter vollziehen sich wichtige Veränderungen an dem Primitivstreifen, Veränderungen, die an Flächenpräparaten sich in dem Auftreten des Knotens und des vor ihm gelegenen Kopffortsatzes bemerkbar machen, und die jetzt auch noch an Querschnittsserien verfolgt werden sollen.

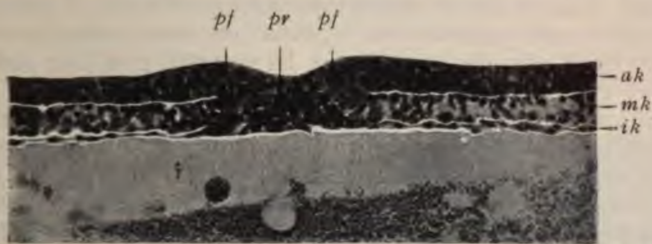


Fig. 198—200. **Querschnitte durch Primitivstreifen und Kopffortsatz einer Hühnerkeimhaut nach 21 Stunden Bebrütung.** Photogr. No. 40 des anat.-biol. Inst. (P. 8.) Nach O. HERTWIG.

Fig. 198. **Querschnitt hinter dem Knoten durch den Anfang der Primitivrinne.**

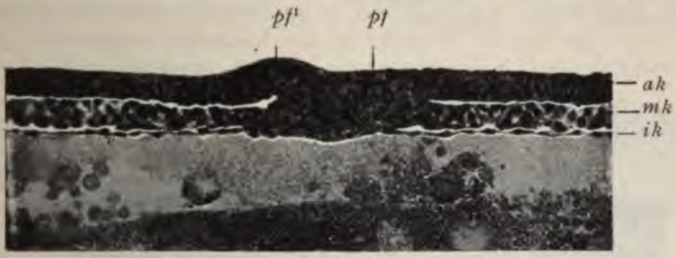


Fig. 199. **Querschnitt durch den Knoten.**

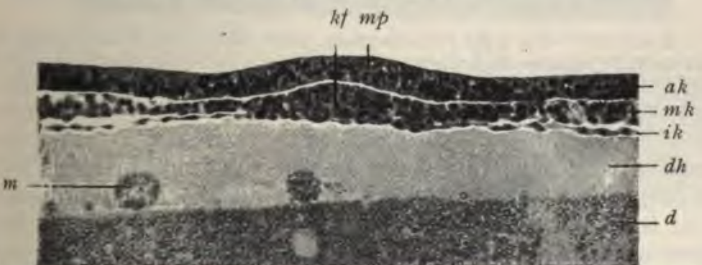


Fig. 200. **Querschnitt durch den Kopffortsatz vor dem Knoten.** *ak*, *mk*, *ik* äußeres, mittleres, inneres Keimblatt; *kf* Kopffortsatz; *pr* Primitivrinne; *pf* Primitivfalten; *mp* Medullarplatte; *m* Megasphäre; *d* Dotter; *dh* Darmhöhle.

Eine der auffälligsten und beachtenswertesten Erscheinungen ist die nachträglich erfolgende innige Verwachsung des inneren Keimblattes mit dem Knoten (Fig. 199 *pf*) und dem anschließenden vorderen Teil des Primitivstreifens (Fig. 198 *pr*). An den genannten Stellen hängen daher alle drei Keimblätter längs eines schmalen Streifens untrennbar untereinander zusammen, während sie seitwärts davon durch Spalten in der früheren Weise voneinander gesondert bleiben (Fig. 198 u. 199). In der hinteren Hälfte des Primitivstreifens ändert sich das Bild; hier hat sich das ursprüngliche Verhältnis

erhalten, daß Mesoderm und Ektoderm verschmolzen, dagegen vom dünnen, entodermalen Zellhäutchen gut getrennt sind. Im Vergleich zu vorn ist der Primitivstreifen breiter, d. h. die Wucherungszone im Ektoderm, die sich auch jetzt noch durch zahlreichere Kernteilungsfiguren auszeichnet, ist eine ansehnlichere geworden.

Aus Querschnitten hinter dem Primitivstreifen erfährt man, daß auch in diesem Bezirk der Keimhaut sich das mittlere Keimblatt — — allerdings in einer immer dünner werdenden Schicht — ausgebreitet hat, und daß es hier sowohl vom inneren wie vom äußeren Keimblatt durch einen Spalt allseitig getrennt ist. Es entspricht so dem hinter dem Blastoporus gelegenen unpaaren Mesoderm der Amphibien.

Auch nach vorn vom Knoten, in der „Zone tergale" von DUVAL, in deren Bereich der Kopffortsatz im Flächenbild (192—195*kf*) beobachtet wird, ist mittleres Keimblatt angelegt, und zwar, je älter der Embryo ist, auf einer um so größeren Strecke. In der Medianebene ist es längs eines schmalen Streifens erheblich verdickt (Fig. 200), wodurch bei der Flächenbetrachtung der Keimhaut das früher beschriebene Bild des Kopffortsatzes hervorgerufen wird. Die Verdickung, welche vom Knoten an als ein nach vorn gerichteter Fortsatz des Primitivstreifens erscheint, ist auch mit einem der Grenzblätter verschmolzen, und zwar mit dem Entoderm, während sie vom Ektoderm durch einen Spalt getrennt ist. Die axiale Verdickung der Keimhaut, als welche wir den Primitivstreifen und Kopffortsatz zusammen bezeichnen können, zeigt



Fig. 201. **Querschnitt durch die Primitivgrube, dicht hinter dem Knoten einer Hühnerkeimhaut nach 26 Stunden Bebrütung.** Photogr. des anat.-biol. Inst. *ak, ik, mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt; *gr* Primitivgrube; *pf* Primitivfalte; *pf'* weiter vorspringende, die Asymmetrie des Knotens bedingende Primitivfalte. Nach O. HERTWIG.

also nach vorn vom Knoten die umgekehrten Verhältnisse als in einiger Entfernung hinter ihm. Denn hinten ist die mediane Verdickung des mittleren Keimblattes mit dem Ektoderm auf das innigste zum Primitivstreifen verschmolzen, aber durch einen Spalt vom einschichtigen Entoderm getrennt, vorn dagegen ist sie umgekehrt vom Ektoderm durch einen Spalt geschieden, aber vom Entoderm nicht zu sondern, mit welchem sie ja zusammen den Kopffortsatz erzeugt. Zwischen beiden Abschnitten liegen, gleichsam eine Verbindungszone herstellend, der Knoten und die vordere Hälfte des Primitivstreifens, an welchen Stellen alle drei Keimblätter in der Medianebene verschmolzen sind. Kopffortsatz und Primitivstreifen stimmen endlich darin überein, daß von ihnen zu beiden Seiten die mittleren Keimblätter zwischen die Grenzblätter eindringen und zwei Mesodermflügel an ihnen bilden. Wie nach hinten vom Primitivstreifen, dehnt sich an älteren Keimhäuten auch nach vorn vom verjüngten Vorderende des Kopffortsatzes das mittlere Keimblatt noch weiter aus, aber nicht wie hinten als eine unpaare Schicht, sondern als ein paariges Gebilde, getrennt in zwei flügelförmige Fort-

sätze. Infolgedessen bleibt nach vorn vom Kopffortsatz ein kleiner Bezirk der Keimhaut frei von Mesoderm, ein Bezirk, in welchem sich später die vordere Amnionfalte als Proamnion anlegt. (Siehe Kap. XI u. XII.)

Das vergleichende Studium von Querschnittsserien durch die Keimhäute verschiedener Vogelarten, welches besonders von SCHAUINSLAND ausgeführt worden ist, hat uns noch über ein Verhältnis aufgeklärt, das für die Vergleichung mit den Reptilien besonders wichtig ist. Wie schon in einzelnen Fällen bei Bearbeitung eines größeren Materials von Hühner-Keimhäuten (Fig. 201) beobachtet werden kann, viel deutlicher aber und konstanter bei anderen Vogelarten, wie Diomedea (Fig. 202), Sula cyanops (Fig. 206), Puffinus, Star, Sperling u. a. zu finden ist, schneidet die Primitivrinne in den Knoten sehr tief ein, eine kleine Grube bildend. Durch sie wird die Zellmasse des Knotens und des vordersten Abschnitts des Primitivstreifens in zwei Lippen (*pf*) zerlegt, an welchen sich das äußere in das mittlere Keimblatt umschlägt, wie es an den Urmundlippen der Amphibien, Elasmobranchier und Reptilien geschieht. Zuweilen springt vom Boden der Grube eine kleine Zellmasse als Hügel zwischen die Lippen hinein, vergleichbar dem Dotterpfropf der Amphibien (Fig. 207 *dpf*).



Fig. 202—204. **Drei Schnitte durch das vordere Ende des in Fig. 194 abgebildeten Primitivstreifens von Diomedea.** Nach SCHAUINSLAND.
Fig. 202. **Vorderstes Ende der Primitivrinne.**

Fig. 203. **Der nach vorn nächstfolgende Schnitt.**



Fig. 204. **Noch zwei Schnitte weiter nach vorn.** *gr* Primitivgrube; *pf* Primitivfalte; *ak, ik, mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt; *n* Nahtlinie, in welcher sich die Primitivfalten zusammengelegt haben; *kf* Kopffortsatz; *ms* Mesodermkanal; *mp* Nervenplatte.

Ferner ist von SCHAUINSLAND bei verschiedenen Vogelarten und von mir in einzelnen Fällen beim Huhn beobachtet worden, daß von der Grube im Primitivknoten sich ein hohler Fortsatz als ein enges, beim Huhn sehr feines Röhrchen in den Kopffortsatz auf kurze Entfernung hineinerstreckt (Fig. 204 u. 205). Es ist in Keimhäuten verschiedenen Alters aufzufinden und ist selbst noch auf den Stadien nachweisbar, auf denen sich die Medullarwülste über dem Knoten zusammenfalten, und auch noch in späterer Zeit bis zur Entstehung des neurenterischen Kanals.

Sehr lehrreich ist auch ein median geführter Längsschnitt durch den Primitivstreifen, wie SCHAUINSLAND einen solchen von der in Fig. 193

abgebildeten Keimhaut des Sperlings erhalten hat (Fig. 208). Der Kopffortsatz, über welchem das äußere Keimblatt zur Medullarplatte verdickt ist, hat jetzt schon an Länge erheblich zugenommen; an seinem hinteren Ende liegt der Knoten (*hk*) mit der beim Sperling sehr tiefen Primitivgrube (*gr*); dann beginnt der Primitivstreifen, der ebenfalls sehr lang ist und aus einer gewucherten Zellenmasse besteht, in welcher Mesoderm und Ektoderm verschmolzen sind. Während in seinem vorderen Bereich auch das innere Keimblatt nicht abzugrenzen ist, setzt es sich nach hinten als eine einfache Lage platter, dann kubisch werdender Zellen deutlich von ihm ab. Sein hinteres Ende wird durch eine beim Sperling wohl ausgeprägte Sichelrinne (*sr*) markiert. Mit ihr beginnt nach rückwärts die Region, in welcher sich das unpaare, mittlere Keimblatt überall von den Grenzblättern getrennt ausbreitet.

Die im vorhergehenden genauer dargestellte Entwicklung der mittleren Keimblätter der Vögel läßt sich auf den bei Reptilien beobachteten Typus zurückführen; allerdings sind vielerlei Erscheinungen stark modifiziert. Der Primitivstreifen mit seiner Rinne entspricht der Primitivplatte der Reptilien, in deren vorderer und seitlicher Umrandung sich von einem gewissen Zeitpunkt an die Urmundlippen erheben. Die Primitivplatte ist breiter und kürzer, der Primitivstreifen schmäler und dafür außerordentlich in die Länge ausgezogen. Beide sind dem Urmund der Amphibien auf dem Stadium, wo er zu einem Spalt umgewandelt ist, zu vergleichen, da auch von ihm das mittlere Keimblatt als peristomales Mesoderm seinen Ursprung nimmt. Auch findet darin eine Übereinstimmung statt, daß sowohl von der ventralen Urmundlippe der Amphibien wie hinter der Primitivplatte der Reptilien und dem Primitivstreifen der Vögel das mittlere Keimblatt als ein unpaares Gebilde nach hinten wächst. Den vom Knoten des Primitivstreifens nach vorn ausgehenden Fortsatz der Vögel erkennen wir wieder in dem Mesodermsäckchen der Reptilien zur Zeit, wo sein Boden mit dem inneren Keimblatt verschmolzen ist. Die Übereinstimmung wird

Fig. 205 und 206. **Zwei aufeinander folgende Schnitte durch das vorderste Ende des Primitivstreifens und Knotens von Sula cyanops.** Nach SCHAUINSLAND. *pf, gr, ms, kf, n* wie in Fig. 204.

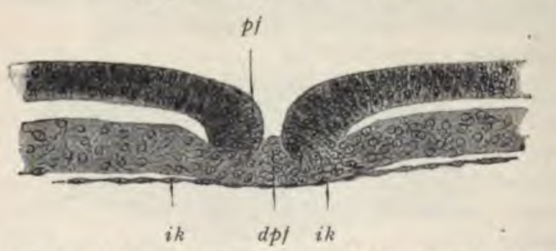


Fig. 207. **Schnitt durch die Mitte des Primitivstreifens, welchem auch die Schnitte der Fig. 205 und 206 angehören, von Sula cyanops.** Nach SCHAUINSLAND. *pf* Primtivfalte; *dpf* Dotterpfropf; *ik* inneres Keimblatt.

besonders in den Fällen deutlicher, wo sich ein Röhrchen in den Anfang des Kopffortsatzes von der Grube des Knotens hinein erstreckt. Zwar ist der Hohlraum bei den Vögeln sehr rudimentär, in vielen Fällen sogar ganz geschwunden, so daß ein erheblicher Gegensatz zur weiten Höhle der Schlangen und des Gecko vorhanden ist. Doch fällt dieser Umstand für die Vergleichbarkeit um so weniger ins Gewicht, als unter den Reptilien manche Arten, wie die Lacertilier, ebenfalls einen sehr engen Kanal im Mesodermsäckchen haben. Wenn unser Vergleich richtig ist, so muß der Knoten der dorsalen Urmundlippe und die Primitivgrube dem Eingang in den Urmund (Prostoma) der Reptilien entsprechen.

Mesodermsäckchen sowohl wie Kopffortsatz stellen das Ursprungsgebiet des gastralen Mesoderms her. Sie entsprechen daher derjenigen Region des Embryos von Amphibien und Elasmobranchiern, in der die Chordaanlage liegt, zu deren beiden Seiten ja ebenfalls das gastrale Mesoderm seinen Ausgang nimmt.

Fig. 208. **Medianschnitt (A u. B) durch den ganzen Embryonalschild der in Fig. 193 abgebildeten Keimhaut vom Sperling.** Nach SCHAUINSLAND. B schließt kaudalwärts unmittelbar an A an. *ak*, *ik*, *mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt; ik_2 verdickter, im Bereich der Area opaca gelegener Teil des inneren Keimblattes, Dotterentoderm; *hk* HENSENscher Knoten; *kf* Kopffortsatz; *gr* Primitivgrube; *sr* Sichelrinne; *mp* Medullarplatte; *pr* Primitivstreifen.

Die Beschreibung der zweiten Phase der Gastrulation schließe ich ab mit einigen Worten über die übrigen Veränderungen, die sich im peripheren Bezirk der Keimhaut des Hühnerembryos vollziehen. Die Verflüssigung der oberflächlichen Schicht des weißen Dotters schreitet sowohl in der Fläche als nach der Tiefe mit der Dauer der Bebrütung fort. Die subgerminale Höhle wird dementsprechend größer und tiefer und ist, wenn die Keimhaut abgetrennt worden ist, von einem Ring noch festen Dotters, dem Dotterwall, eingefaßt. Der helle Fruchthof nimmt im Durchmesser zu, aber in noch viel höherem Grade hat sich der dunkle Fruchthof auf der Dotterkugel ausgebreitet und dabei zugleich in seiner Zu-

sammensetzung wesentliche Veränderungen erfahren. Denn früher, am Beginn der ersten Phase der Gastrulation, ist der Rand der Keimhaut zum Randwulst (bourrelet blastodermique) verdickt, einer mehrschichtigen Lage von Embryonalzellen, welche dem Randsyncytium des weißen Dotters ohne trennenden Spalt fest aufliegen (Fig. 131). Das innere Keimblatt ist anfangs unvollständig ausgebildet, und ist nur eine einfache Lage platter Zellen, welche nach hinten ebenfalls in die Zellenmasse des Randwulstes übergeht, während es nach vorn und seitlich in einiger Entfernung von der Grenze des hellen Fruchthofes mit freiem Rande aufhört (Fig. 131 u. 132). Bei der raschen Größenzunahme der Keimhaut infolge der Bebrütung trennen sich die oberflächlichsten, fester untereinander verbundenen Zellen allmählich nach der Peripherie fortschreitend als äußeres Keimblatt von der tieferen Schicht ab, die mit dem Dotterwall (*dw*) (rempart vitellin, DUVAL) verbunden bleibt (Fig. 209). Man kann diesen Vorgang auch so sich erklären und darstellen, daß man sagt: die Furchungs- oder Keimblasenhöhle dehnt sich seitwärts weiter aus und spaltet dadurch vom Randwulst das äußere Keimblatt vollständig ab. Beide Schichten wachsen nun getrennt weiter. Die tiefere, mit dem Dotterwall verbundene Schicht nennt DUVAL den bourrelet entodermovitellin. Sie besteht 1. im Umkreis der subgerminalen Höhle aus größeren und kleineren, kugeligen, dotterhaltigen Zellen; 2. aus einem nach außen und nach unten von ihnen gelegenen, kernhaltigen Dotter, dem peripheren Dottersyncytium (VIRCHOW), welches noch weiter nach außen in kernlosen Dotter übergeht. Mit ihm verbindet sich der ursprünglich (vgl. S. 182) frei auslaufende vordere und seitliche Rand des inneren Keimblattes, wenn es, in der Fläche an Ausdehnung zunehmend, schließlich auf den Dotterwall stößt (Fig. 209). Sein Wachstum geschieht wohl einfach in der Weise, daß die im Randbezirk der subgerminalen Höhle liegenden Rundzellen zu seiner Vergrößerung beitragen und sich in platte Elemente umwandeln.

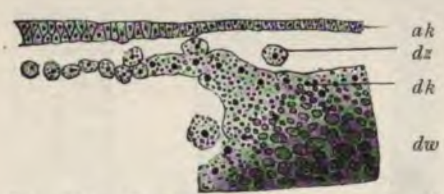


Fig. 209. **Durchschnitt durch den Rand der Keimhaut eines 6 Stunden bebrüteten Hühnereies.** Nach DUVAL. *ak* äußeres Keimblatt; *dz* Dotterzelle; *dk* Dotterkerne, *dw* Dotterwall.

Den Randbezirk des inneren Keimblattes, welcher dem Dotter aufliegt (Fig. 208 ik^2), wollen wir vom zentralen, dem hellen Fruchthof angehörigen Bezirk (*ik*), der aus platten Zellen zusammengesetzt ist, als Dotterentoderm unterscheiden. Dasselbe dient hauptsächlich zur Resorption des Dottermateriales, dessen Kügelchen in die Zellen aufgenommen und verflüssigt werden. Es stellt daher ein wichtiges Bindeglied zwischen dem zu ernährenden Embryo und dem Nahrungsdotter her. Auf späteren Stadien nehmen seine Elemente sehr rasch an Höhe und Größe beträchtlich zu und werden zu langen, mit Dotterkügelchen vollgepfropften Zylinderzellen (Fig. 209), die zu einem dem Dotter aufliegenden Epithel verbunden sind.

Das äußere Keimblatt eilt in seiner Flächenausbreitung dem Dotterentoderm weit voraus, worauf GASSER und DUVAL zuerst die Aufmerksamkeit gelenkt haben. Dabei werden seine Zellen, die im Bereich des Embryonalschildes hohe Zylinder waren, nach dem dunklen Fruchthof zu zuerst kubisch und schließlich je näher dem Rand, um

mehr zu dünnen Plättchen umgewandelt und bedecken als feines iutchen noch eine Strecke weit, wo das Dotterentoderm schon aufhört hat, den kernfreien Dotter. Das mittlere Keimblatt folgt, wenn sich vom Primitivstreifen und Kopffortsatz ausbreitet, den beiden enzblättern noch langsamer nach. —

5. Fünfter Typus. Die Säugetiere.

Zwischen Vögeln und Säugetieren herrscht eine große Übereinmmung in der Entwicklung der mittleren Keimblätter sowohl bei r Untersuchung der Flächenbilder, als auch der Querschnittserien. im Kaninchen, das der Beschreibung wieder besonders zur Grundge dienen soll, nimmt der Embryonalschild mehr und mehr eine aussprochen ovale Form an mit einem breiteren, vorderen und einem itzeren, hinteren Ende. An diesem tritt eine sichelförmige Trübung f, die sich nach vorn allmählich in den kurzen, bald größer und deutlher werdenden Primitivstreifen (Urmundleiste) verlängert (Fig. 210). i seinem vorderen Ende markiert sich nach einiger Zeit eine dunklere ischwellung (Fig. 211 *k* und 212 *k*), der Primitivknoten, der von ENSEN (1876) entdeckt, auch häufig nach ihm benannt wird. Je deutlher er sich ausbildet, um so mehr wird an ihm eine kleine Grube sichtbar, manchmal im Flächenbild wie ein die Keimhaut durchbohrendes ch aussieht und sich nach hinten in die Primitivrinne (Urmundne) verlängert. Eine Verdickung und Trübung am hinteren Ende des Primitivstreifens, wo eine Vertiefung vermißt wird, nennt BONNET den Kaudalknoten (Fig. 211 *s*).



. 210. **Birnförmiger Embryonalschild es Kaninchens von 6 Tagen und 18 nden.** Nach KÖLLIKER. *ps* kurzer mitivstreifen; *hw* sichelförmiger Endwulst; *H* hinteres Ende.

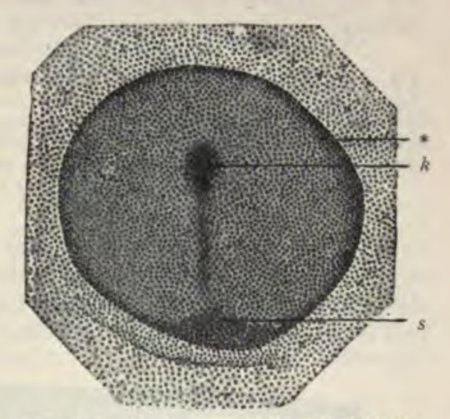


Fig. 211. **Embryonalschild mit Primitivstreifen eines Hundeeies.** Nach BONNET. *s* sichelförmige Verbreiterung am hinteren Ende des Primitivstreifens; *k* Knoten; * Grenze des Embryonalschildes.

Auf etwas weiter vorgerückten Stadien gewahrt man bei Bechtung von der Fläche in derselben Weise wie bei den Vögeln nach vorn m HENSENschen Knoten den Kopffortsatz oder Urdarmstrang (BONr) (Fig. 212 *kf*). Bald erheben sich in geringer Entfernung von ihm beiden Medullarwülste, eine breite Medullarfurche einfassend. Wähid sie vorn bogenförmig ineinander umbiegen, weichen sie nach hinten,

allmählich niedriger werdend, etwas auseinander und fassen den Anfang der Primitivrinne zwischen sich. Mittlerweile ist die ganze Embryonalanlage nicht unerheblich in die Länge gewachsen. Aus der ovalen ist sie in die bekannte, sohlenartige Form übergegangen (Fig. 213).

Fig. 212. Fig. 213.

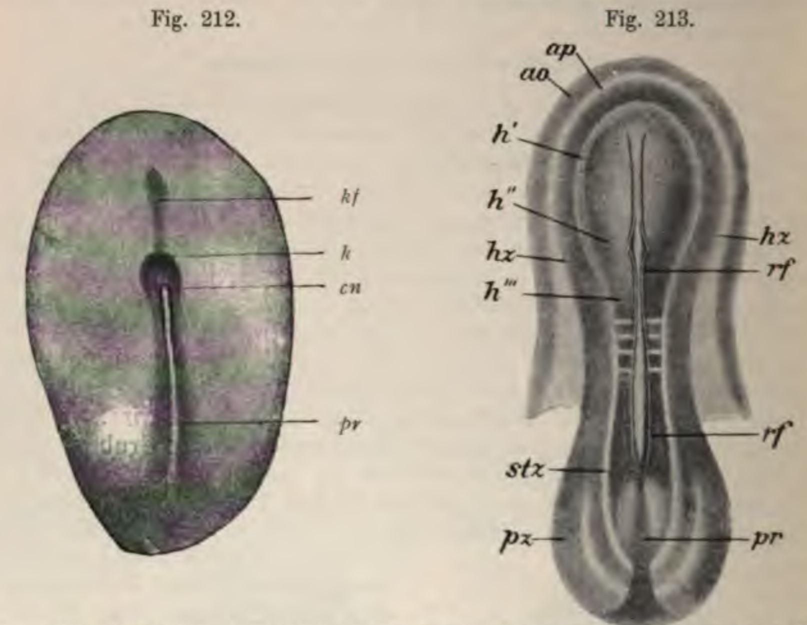


Fig. 212. **Embryonalanlage eines Kaninchens mit Primitivstreifen.** Nach E. VAN BENEDEN. *pr* Primitivstreifen; *kf* Kopffortsatz; *k* HENSENscher Knoten; *cn* Canalis neurentericus.

Fig. 213. **Ein Kaninchenembryo mit einem Teile der Area pellucida nach 9 Tagen.** Vergr. 22 mal. Nach KÖLLIKER. *ap* Area pellucida; *ao* Area opaca; *h'* Medullarplatte in der Gegend der späteren ersten Hirnblase; *h''* dieselbe in der Gegend des späteren Mittelhirns, woselbst die Rückenfurche *rf* eine Erweiterung zeigt; *h'''* Medullarplatte in der Gegend der späteren dritten Hirnblase; *hz* Anlage des Herzens; *stz* Stammzone; *pz* Parietalzone; *pr* Rest des Primitivstreifens.

Auch die Querschnittsbilder gleichen den vom Vogelkeim erhaltenen. Wie bei diesem wird der Primitivstreifen durch eine in der Medianebene auftretende Wucherung des äußeren Keimblattes (Fig. 214 *pr*) hervorgerufen, wobei amöboide Zellen nach unten aus dem Epithel-



Fig. 214. **Querschnitt durch den Embryonalschild eines Kaninchens mit Kaudalknoten und sehr kurzem Primtivstreifen** (siehe Flächenbild Fig. 210) **6 Tage 18½ Stunden nach der Begattung.** Nach KÖLLIKER. *pr* Primitivstreifen; *ak*, *ik*, *mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt.

verbande austreten und einen kielartigen Vorsprung an seiner unteren Fläche erzeugen. Das innere Keimblatt (*ik*) ist zu dieser Zeit vom Primitivstreifen (*pr*) deutlich getrennt, wie von KÖLLIKER, RABL, SELENKA

usw. sichergestellt ist. Von dieser Ursprungsstelle aus wachsen die in dauernder Vermehrung begriffenen Zellen als mittleres Keimblatt in den Zwischenraum der beiden Grenzblätter hinein, wie die Querschnitte (Fig. 215—218) lehren, die durch einen 7 Tage alten Kaninchenkeim und durch den Keim eines Schweines und eines Beuteltieres von gleicher Entwicklungsstufe hindurch gelegt worden sind. In Fig. 216 ist eine von wenig vorspringenden Wülsten eingefaßte Primitivrinne zu erkennen. Der in Fig. 215 dargestellte Schnitt geht durch den Knoten hindurch, der als Hügel über die Oberfläche hervortritt und durch eine tiefer einschneidende Rinne in zwei Urmundlippen zerlegt wird, an denen sich das äußere in das mittlere Keimblatt umschlägt. Der Primitivstreifen vom Schwein (Fig. 217) zeigt einen y-förmigen Spaltraum, dessen einer Schenkel der Oberfläche der Keimhaut zu gerichtet ist, während die beiden anderen seitlich eine Strecke weit in das mittlere Keimblatt eindringen und es in ein parietales und viszerales Blatt zerlegen.



Fig. 215 und 216. **Zwei Querschnitte durch die Embryonalanlage eines 7 Tage 3 Stunden alten Kaninchenkeims.** Nach RABL.
Fig. 215. **Schnitt durch den Primitivknoten.**



Fig. 216. **Schnitt durch den vorderen Teil des Primitivstreifens.** 13 Schnitte hinter dem Knoten.



Fig. 217. **Querschnitt durch die Keimscheibe eines Schweineembryos mit Primitivstreifen.** Nach KEIBEL. *ak*, *ik*, *mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt; *pr*¹ Höhle im Primitivstreifen.

Weniger vollständig ist die Übereinstimmung zwischen Vögeln und Säugetieren, was den Kopffortsatz betrifft. Denn in der ersten Zeit seiner Anlage fehlt die bei den Vögeln beschriebene Verbindung mit dem inneren Keimblatt. Man findet daher bei Durchmusterung der Querschnittserien (Fig. 219), daß in der Gegend vor dem HENSEN-



Fig. 218. **Querschnitt durch den Primitivstreifen eines birnförmigen Embryonalschildes von Didelphys virg.** Nach SELENKA. Bezeichnungen wie in Fig. 217.

schen Knoten sich das mittlere Keimblatt als eine überall durch Spalträume abgetrennte Schicht ausbreitet, daß es in der Medianebene, wo im Flächenbild der Kopffortsatz bemerkt wird, zu einer Leiste verdickt ist, die in der Verlängerung des Primitivstreifens liegt.

Man kann, um dies Verhältnis auszudrücken, bei den Säugetieren von einem freien Kopffortsatz zur Unterscheidung von dem mit dem inneren Keimblatt verschmolzenen sprechen. Da nun der Kopffortsatz der Säugetiere dem gleichnamigen Gebilde der Vögel homolog ist, so muß er auch wie dieses dem Mesodermsäckchen der Reptilien entsprechen. Die Ähnlichkeit zwischen beiden ist hier sogar noch eine größere, da das Mesodermsäckchen der Reptilien ebenfalls bei seiner ersten Anlage vom inneren Keimblatt getrennt ist und sein Boden erst sekundär mit dem Darmdrüsenblatt verwächst. Die Verschmelzung tritt später auch bei den Säugetieren ein, und zwar findet sie zuerst an dem HENSENschen Knoten statt und dehnt sich von hier einerseits auf den vordersten Teil des Primitivstreifens, andererseits in der ganzen Länge des Kopffortsatzes aus.



Fig. 219. **Querschnitt durch den Kopffortsatz eines 7 Tage 3 Stunden alten Kaninchenkeims, welchem auch die Figuren 215 und 216 angehören.** Nach RABL.

Zahlreiche Widersprüche in den Literaturangaben, ob inneres und mittleres Keimblatt an den genannten Stellen voneinander getrennt oder verschmolzen sind, erklären sich leicht aus dem Umstand, daß sich die widersprechenden Angaben auf jüngere und ältere Stadien beziehen, auf denen eben der Sachverhalt ein verschiedener ist.

Fig. 220. Fig. 221.



Fig. 220 und 221. **Zwei Querschnitte durch den Primitivstreifen eines Kaninchenkeims mit fünf Rückensegmenten.** Nach RABL.
Fig. 220. **Schnitt durch den Primitivknoten.**
Fig. 221. **Schnitt durch einen weiter nach hinten gelegenen Teil des Primitivstreifens.**

Nachdem die Verbindung einmal hergestellt ist, bleibt sie, solange sich noch ein Primitivstreifen findet, an seinem vorderen Ende (HENSENscher Knoten) bestehen. Die Verhältnisse liegen fortan bei den Säugetieren genau so wie bei den Reptilien und Vögeln. Als Beleg verweise ich auf die Abbildungen, welche RABL von Querschnitten durch die Embryonalanlage eines Kaninchens mit fünf Rückensegmenten gibt. Der Schnitt durch den HENSENschen Knoten (Fig. 220) zeigt alle drei Keimblätter in innigster Verwachsung, welche für RABL über jeden Zweifel fest steht. Nachdem die Verwachsung sich noch auf weiteren zehn Schnitten der Serie nach rückwärts auf den vorderen Teil des Primitivstreifens ausgedehnt hat, wird in seinem hinteren Teil das Darmdrüsenblatt durch einen Spaltraum abgetrennt, und es bleiben nur äußeres und mittleres Keimblatt längs des Primitivstreifens verschmolzen (Fig. 221).

Da der Primitivstreifen, wie schon früher zu beweisen versucht wurde, einen in die Länge ausgezogenen und spaltförmig gewordenen Urmund darstellt, so erhält man an Querschnittserien durch ältere

Stadien bei manchen Säugetieren Befunde, welche zeigen, wie an den Primitivfalten oder den seitlichen Urmundlippen die Keimblätter durch Umschlag ineinander übergehen. Einige Beispiele hierfür, auf die ich in den früheren Auflagen des Lehrbuchs immer ein besonderes Gewicht gelegt habe, mögen auch hier Platz finden:

Durch besondere Klarheit zeichnen sich die Befunde aus, welche VAN BENEDEN von Embryonalanlagen des Kaninchens (Fig. 222) erhalten hat. An der tief einschneidenden Primitiv- oder Urmundrinne (*pr*) hängen alle drei Keimblätter eine Strecke weit untereinander durch eine gemeinsame Zellenmasse zusammen. Dabei kann man mit ziemlicher Deutlichkeit bemerken, wie das äußere Keimblatt (*ak*) an der

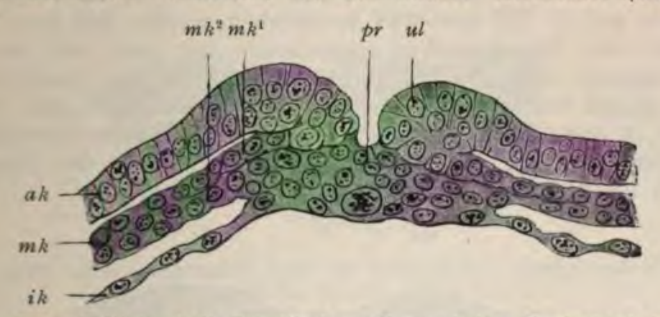


Fig. 222. **Querschnitt durch die Primitivrinne (Urmund eines Kaninchenkeims).** Nach ED. VAN BENEDEN. *ak*, *ik*, *mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt; mk^1, mk^2 parietale, viszerale Lamelle des mittleren Keimblattes; *ul* seitliche Urmundlippe; *pr* Primitivrinne.

Primitivfalte (*ul*) in das parietale Mittelblatt (mk^1) umbiegt, während das viszerale Mittelblatt (mk^2) in das einschichtige Darmdrüsenblatt (*ik*) übergeht. Zwischen den Primitivfalten oder Urmundlippen (*ul*) beobachteten VAN BENEDEN und CARIUS bei Embryonen von Kaninchen und Fledermäusen sogar eine dem Dotterpfropf der Amphibien entsprechende Bildung (Fig. 223 *d*).



Fig. 223. **Querschnitt durch die Primitivrinne des Kaninchens mit Dotterpfropf** (*d*) **zwischen den beiden seitlichen Urmundlippen** (*ul*). Nach CARIUS. *ak* äußeres, *ik* inneres, *mk* mittleres Keimblatt.

Es ist nun gewiß von hohem, allgemeinem Interesse, daß auch die Untersuchung eines außerordentlich jungen menschlichen Keims durch Graf SPEE ein Querschnittsbild (Fig. 224) geliefert hat, welches der vom Kaninchen mitgeteilten Abbildung zum Verwechseln ähnlich ist. Man sieht dort eine tief einschneidende Primitivrinne und an der leicht kenntlichen Urmundlippe (*ul*) den Umschlag des äußeren Keimblattes (*ak*) in das parietale Mittelblatt (mk^1). Von diesem ist das viszerale Mittelblatt eine Strecke weit gut gesondert; es geht unter der Primitivrinne in das innere Keimblatt über, wobei die Umschlags-

ränder beider Seiten untereinander zu der den Boden der Primitivrinne bildenden Zellenmasse verwachsen sind.

Wir kommen jetzt zu einer Reihe wichtiger Veränderungen, die sich alsbald am Kopffortsatz (Urdarmstrang) der Säugetiere abspielen und ein Pendant zu den Befunden liefern, die das Mesodermsäckchen der Reptilien darbot.

Die Veränderungen lassen sich kurz dahin zusammenfassen: Es entsteht bei manchen Säugetierembryonen im Innern des Kopffortsatzes eine bald engere, bald weitere Höhle, die meist als Chordakanal, zuweilen auch als der verlängerte Canalis neurentericus oder als Urdarm bezeichnet wird. Ihre untere Wand, die entweder schon vorher, wie auf S. 227 und 228 beschrieben wurde, mit dem Darmdrüsenblatt eine Verschmelzung eingegangen war oder nach der Aushöhlung eingeht, reißt hierauf längs dieser Naht ein; dadurch wird jetzt der Kanal seiner Länge nach in den Raum unter dem inneren Keimblatt in den Urdarm, eröffnet. Nach kleinen Verschiedenheiten, die sich bei einzelnen Säugetierarten in dem Verlauf des Vorganges bemerkbar machen, lassen sich zwei Typen unterscheiden.



Fig. 224. **Querschnitt durch die Primitivrinne eines menschlichen Keims in der Gegend des Canalis neurenteriucs** (*pr*). Nach Graf Spee. Bezeichnung wie in Fig. 222.

In dem einen Typus bleibt der Kanal im Kopffortsatz eng und kurz; er nimmt so eine Mittelstellung ein zwischen dem Mesodermsäckchen der Schlangen usw. und dem Kopffortsatz der Vögel, in welchem die Höhlung noch viel unbedeutender oder bei einzelnen Arten (Huhn) ganz rudimentär geworden ist.

In dem zweiten Typus ist der Kanal viel weiter und zugleich länger, bleibt während eines größeren Zeitraumes bestehen und fällt daher bei der Untersuchung von Querschnittserien dem Beobachter sofort als eine eigentümliche Bildung auf. Es wird diese Modifikation wohl hauptsächlich dadurch hervorgerufen, daß der Verschmelzung seiner unteren Wand mit dem Darmdrüsenblatt die Eröffnung des Kanals nicht gleich nachfolgt, und daß daher zuvor der Kopffortsatz Zeit hat, zu größerer Länge auszuwachsen und sich dabei auszuhöhlen.

Beispiele der ersten Art liefern uns Embryonalanlagen vom Schaf, Schwein usw. Die Fig. 225—227 zeigen drei Querschnitte aus einer Serie vom Embryonalschild des Schafes nach Bonnet; der erste Querschnitt (Fig. 225) geht durch den Hensenschen Knoten, in welchem sich die Primitivrinne zu einem runden, von radiär angeordneten Epithelzellen umgebenen Hohlraum erweitert. Dieser ist der Anfang eines engen Kanals, welcher sich auf einer kleinen Zahl von Schnitten durch den Anfang des Kopffortsatzes weiter verfolgen läßt, wie z. B.

in Fig. 226. Fünf Schnitte weiter nach vorn (Fig. 227) sieht man den engen Chordakanal sich in die Darmhöhle öffnen. Eine Rinne springt hier in den Kopffortsatz ein, der sich in den nächsten Schnitten der Serie vorübergehend noch einmal schließt, um sich dann abermals zu öffnen.

Beispiele für den zweiten Typus liefern uns das Meerschweinchen und die Fledermaus, bei denen sich der Kanal im Kopffortsatz durch ungewöhnliche Länge und Weite auszeichnet. Trotzdem fehlt zuweilen, wie LIEBERKÜHN für das Meerschweinchen angibt, eine gut ausgeprägte Ausmündung am HENSENschen Knoten. Sehr instruktiv sind die Längsschnitte, welche uns VAN BENEDEN vom Kopffortsatz der Fledermaus

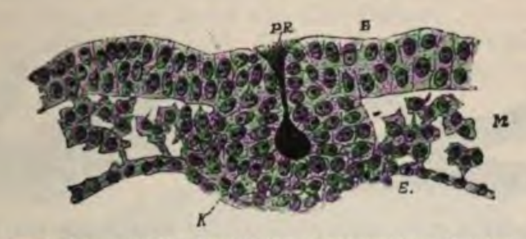


Fig. 225—227. **Drei Querschnitte durch den Hensenschen Knoten und Kopffortsatz einer Keimhaut des Schafes.** Nach BONNET.
Fig. 225. **Schnitt durch die Primitivgrube.**

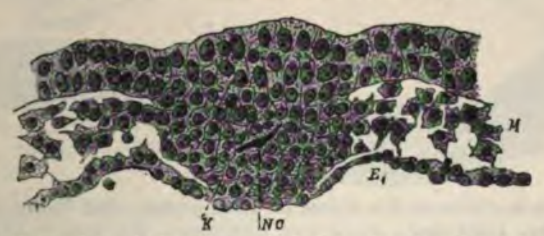


Fig. 226. **Nächstfolgender Schnitt durch den Anfang des Chordakanals und der Urmundnaht.**



Fig. 227. **Fünf Schnitte weiter nach vorn durch die Eröffnungsstelle des Chordakanals.** *PR* Primitivrinne; *K* HENSENscher Knoten; *KF* Kopffortsatz; *NC* Chordakanal (neurenterischer Kanal). *E* Ektoderm; E^1 Entoderm; *M* Mesoderm.

gegeben hat, wo er nicht nur außergewöhnlich lang, sondern auch mit einer Ausmündung am HENSENschen Knoten versehen ist. Fig. 228 stellt ein jüngeres Stadium dar. Der Kopffortsatz beginnt vor dem im Längsschnitt getroffenen Primitivstreifen bei den Buchstaben *HO* und wird der Länge nach von einem Kanal durchsetzt, der sich nach hinten am HENSENschen Knoten öffnet. Seine Seitenwand geht beiderseits ohne Abgrenzung in das aus zwei Zellenlagen zusammengesetzte mittlere Keimblatt über, und zwar so, daß die Decke des Kanals, eine einschichtige Platte zylindrischer Epithelzellen (*Ch*), sich in die parietale

Mesodermlage, sein aus mehreren Zellschichten zusammengesetzter Boden dagegen in die viszerale Lage fortsetzt.

Auf einem älteren Stadium (Fig. 229 *VS*) öffnet sich der Kanal auch in die Darmhöhle durch eine vordere, breite Querspalte. Noch später entstehen an seinem Boden weitere Öffnungen, die bald zu einer einzigen Längsspalte zusammenfließen. Die Längsspalte beginnt sich in der Mitte des Kanals zu bilden und von hier nach vorn und nach hinten zu vergrößern, doch so, daß an beiden Enden noch längere Zeit ein Stück des Bodens erhalten bleibt (Fig. 230). Den hinteren, später noch vorhandenen Teil des Kanals bezeichnet VAN BENEDEN als Canalis neurentericus und vergleicht ihn dem entsprechenden Gebilde der Sauropsiden.



Fig. 228. **Medianschnitt durch den Primitivstreifen eines Keims von Vespertilio murinus.** Nach VAN BENEDEN. Entstehung des Kanals im Kopffortsatz. *HO* hintere Öffnung des Kanals; *Ch* Chordaplatte.



Fig. 229. **Medianschnitt durch den Kanal im Kopffortsatz eines Keims von Vespertilio murinus vor seiner Eröffnung.** Nach VAN BENEDEN. *VS* vordere Öffnung in einer Querspalte bestehend; *DF* Primitivstreifen. Andere Bezeichnungen wie in Fig. 228 und 230.



Fig. 230. **Medianschnitt durch den in großer Ausdehnung eröffneten Chordakanal eines Keimes von Vespertilio murinus.** Nach VAN BENEDEN. *CN* neurenterischer Kanal; *C* vorderer persistierender Teil des Kanals; *Pr* Primitivstreifen. Andere Bezeichnungen wie oben.

Nach der Eröffnung des Kanals im Kopffortsatz bietet uns die Rückengegend des Embryos bei den Säugetieren (Fig. 231) fast genau die gleichen Befunde wie beim Amphioxus, bei den Elasmobranchiern, den Amphibien (Triton) und den Reptilien. Auf die frappante, für die Cölomtheorie so wichtige Übereinstimmung, welche bei Vergleich der Fig. 167 u. 189 mit Fig. 231 sofort in die Augen springt, habe ich zuerst in meiner Abhandlung über das mittlere Keimblatt der Wirbeltiere die Aufmerksamkeit gelenkt und sie dann mit Nachdruck in allen

Auflagen meines Lehrbuchs der Entwicklungsgeschichte hervorgehoben. Wir finden jetzt bei den aufgeführten Wirbeltierklassen in genau der gleichen Weise unter der Medullarplatte die Chordaanlage, eine einfache Lage kubischer oder zylindrischer, fest zusammengefügter Epithelzellen. Sie bildet die Decke der Chordarinne, welche bei den Säugetieren nach der Eröffnung des Kanals im Kopffortsatz gleichfalls deutlich ausgeprägt ist (Fig. 231 *ch*). Links und rechts geht das Chordaepithel kontinuierlich in das parietale Blatt (*mk*[1]) des Mesoderms über, das aus mehr abgeplatteten Zellen besteht. Das ihm noch dicht angepreßte Blatt des viszeralen Mesoderms dagegen schlägt sich am Rand der Chordaanlage in das abgeplattete Darmdrüsenblatt um. Die Umschlagsstelle, die ich auch als Firste oder Lippe (*) der Urdarmfalte bezeichnet habe, bildet den vorspringenden Rand der Chordarinne. Aus dem Vergleich ergibt sich von selbst, daß nach Eröffnung des Chordakanals auch die Befunde bei den Säugetieren auf unser Grundschema (Fig. 163) zurückgeführt werden können.



Fig. 231. **Querschnitt durch die Embryonalanlage eines Kaninchens.** Nach E. VAN BENEDEN. *ak*, *ik*, *mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt; *mk*[1], *mk*[2] parietale und viszerale Lamelle des mittleren Keimblattes; *ch* Chorda.

Die weiteren Veränderungen, durch welche die Chordaanlage zur Chorda und die Medullarplatte zum Nervenrohr umgewandelt werden, vollziehen sich ebenfalls bei den Säugetieren nach demselben Prinzip, das wir schon so oft kennen gelernt haben. Es erfolgt jetzt die Abtrennung der Chordaanlage vom parietalen Mesoderm, die Zusammenkrümmung der Platte und Umwandlung in einen Strang, seine Unterwachsung vom Darmdrüsenblatt, das sich ebenfalls an der Firste der Urdarmfalte vom viszeralen Mesoderm ablöst. Auf verschiedenen Stadien der Entwicklung kann die von vorn nach hinten fortschreitende Chordabildung geringe Modifikationen darbieten, je nachdem der eine oder andere Vorgang etwas früher einsetzt. Den ganzen Vorgang hat man „die Ausschaltung der Chorda aus dem Entoderm“ benannt.

KEIBEL, der sich besonders eingehend mit der Entstehung der Säugetierchorda beschäftigt hat, faßt seine Ergebnisse in die Sätze zusammen: „Die Chorda kann sich aus dem Verbande des Entoderms sowohl durch einfache Unterwachsung als durch direkte Einfaltungsprozesse ausschalten. Im ersteren Falle erhalten wir eine platte Chorda, wie sie z. B. aus dem KÖLLIKERschen Handbuch bekannt genug ist; im zweiten hat die Chorda alsbald eine Gestalt, welche ihrer definitiven gleich ist oder ihr doch nahekommt. In den Fällen nun, in welchen die Chorda zunächst einfach aus dem Entoderm ausgeschaltet wird, erfolgt noch nachträglich eine Umordnung der Chordazellen, welche einem Einfaltungsvorgang gleich zu setzen ist. In beiden Fällen kann nach-

träglich noch ein Kanal im Innern der Chorda auftreten, welchen ich als ‚sekundären Chordakanal' bezeichnen will."

Die Umbildung der Medullarplatte zum Rohr geht in derselben Weise wie bei Amphibien, Elasmobranchiern, Reptilien und Vögeln vor sich. Hierbei wird der neurenterische Kanal, der auf späteren Stadien auch bei manchen Säugetieren im Gebiet der Primitivrinne vorgefunden wird, in das hintere Ende des Nervenrohrs mit aufgenommen. Besonders hervorgehoben zu werden verdient, daß der neurenterische Kanal bei menschlichen Embryonen besonders gut ausgeprägt zu sein scheint. Wenigstens haben Graf SPEE und ETERNOD es so in zwei Fällen feststellen können. Die Fig. 232—234, welche hierfür als Beleg dienen sollen, sind drei lehrreiche Abbildungen aus der Abhandlung von Graf SPEE. Die Embryonalanlage (Fig. 232) ist schuhsohlenartig mit offener Medullarrinne; sie zeigt am hinteren Ende dicht vor dem später zu besprechenden Bauchstiel einen ringförmigen Wulst, der dem HENSENschen Knoten entspricht und am vorderen Ende eines kurzen Primitivstreifens (*pr*) liegt. Der Wulst wird von einem rundlichen Loch (*cn*) durchbohrt, der dorsalen Ausmündung des Canalis neurentericus. Derselbe geht, wie der Medianschnitt (Fig. 233) lehrt, fast senkrecht durch die Embryonalanlage hindurch und stellt zwischen Amnionhöhle und Dottersack eine weite Verbindung von 0,024 mm Durchmesser her. Auf einer Querschnittserie wurde sein Lumen viermal getroffen (Fig. 234). An einem solchen Schnitt sieht man das Ektoderm, welches im ganzen Bereich der Keimscheibe drei- bis vierschichtig ist, unter Beibehaltung seiner dicken Beschaffenheit ventralwärts umbiegen, die Wand des neurenterischen Kanals bilden, hierauf abermals umbiegend ins innere Keimblatt übergehen, wobei sich die Zellenlage plötzlich zu einem einfachen, dünnen Plattenepithel verdünnt. Nach vorn geht das äußere Keimblatt durch Vermittlung der Wand des neurenterischen Kanals in die Chordaanlage, eine einschichtige Platte kubischer Zellen über. Seitwärts von dem Kanal ist das mittlere Keimblatt auf diesem Stadium schon von seiner Wand abgelöst, ebenso auch nach vorn von der Chordaanlage. Nach hinten dagegen, wo sich die Wand des neurenterischen Kanals in die Primitivstreifen fortsetzt, hängen noch alle drei Keimblätter untereinander zusammen und liefern ein Querschnittsbild (Fig. 224), das schon früher (S. 230) beschrieben wurde.

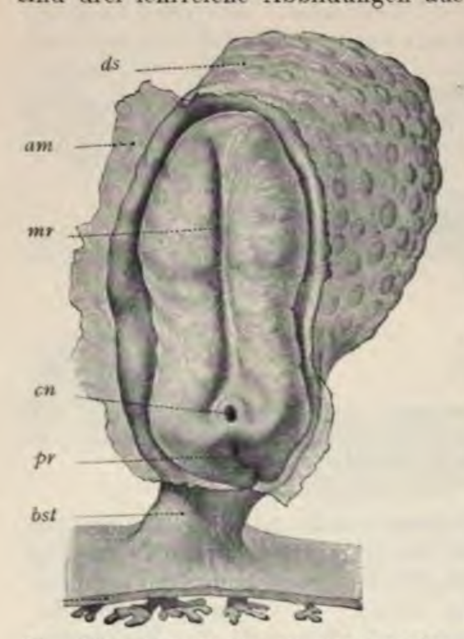


Fig. 232. **Menschliche, schuhsohlenartige Embryonalanlage mit Dottersack, das Amnion geöffnet.** Länge 2 mm. Dorsalansicht. Nach Graf SPEE. *am* Amnion; *cn* Canalis neurentericus; *bst* Bauchstiel; *ds* Dottersack; *mr* Medullarrinne; *pr* Primitivstreifen.

Nach Besprechung der tatsächlichen Verhältnisse ist die Frage zu beantworten: welche Deutung haben wir ihnen zu geben? Läßt

sich die Entwicklung des mittleren Keimblattes bei den Fischen, Reptilien, Vögeln und Säugetieren auf ein gemeinsames Grundschema zurückführen?

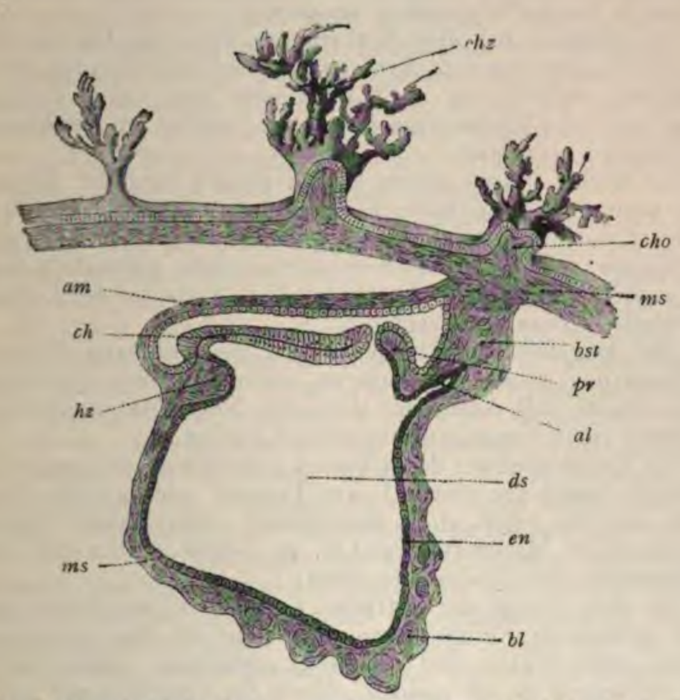


Fig. 233. **Medianschnitt durch das menschliche Ei von Fig. 232.** Nach Graf SPEE. *am* Amnion; *ch* Chordaanlage; *cho* Chorion; *chz* Chorionzotten; *bst* Bauchstiel; *bl* Blutgefäße; *al* Allantoisgang im Bauchstiel; *ds* Dottersack; *en* Entoderm; *ms* Mesoderm; *hz* Herzgegend.

Die Antwort lautet: Die Zurückführung ist möglich. Das mittlere Keimblatt entwickelt sich durch einen Faltungsprozeß in ähnlicher Weise wie beim Amphioxus und bei den Amphibien. Die Ant-

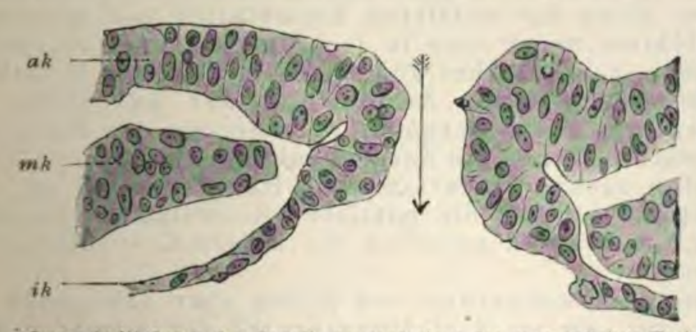


Fig. 234. **Querschnitt durch den Canalis neurentericus des menschlichen Embryos von 2 mm.** Nach Graf SPEE. *ak*, *ik*, *mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt.

wort läßt sich damit begründen, daß sich die einzelnen Vorgänge in der Entwicklung des mittleren Keimblattes mit entsprechenden Vorgängen des Amphioxus und der Amphibien in Beziehung setzen lassen.

Bei der fundamentalen Bedeutung der Angelegenheit stelle ich die Punkte, hinsichtlich deren eine Übereistimmung bei allen Wirbeltieren hat nachgewiesen werden können, in übersichtlicher und präziser Weise in sechs Paragraphen zusammen:

1. Der Keim ist bei allen Wirbeltieren, bevor die Chorda gebildet ist, im Bereich eines vor dem Urmund und der Primitivrinne gelegenen Mittelstreifens zweiblätterig. Er setzt sich hier aus der Medullarplatte und aus der Chordaanlage zusammen, welche an der Begrenzung des Darmraumes teilnimmt.

2. Zu beiden Seiten dieses Mittelstreifens wird der Keim dreiblätterig, wenn wir das mittlere Keimblatt als ein einfaches Blatt aufführen; er wird vierblätterig, wenn wir es aus einer parietalen und aus einer viszeralen Zellenlage bestehen lassen, welche anfänglich fest aufeinander gepreßt sind und erst später mit dem Auftreten der Leibeshöhle in tatsächlicher Trennung erscheinen.

3. Bei keinem Wirbeltier entstehen die mittleren Keimblätter durch Abspaltung, sei es vom äußeren, sei es vom inneren Grenzblatt, da sie von beiden, mit Ausnahme eines sehr beschränkten Keimbezirks, überall durch einen Spaltraum abgegrenzt werden.

4. Ein Zusammenhang der mittleren Keimblätter mit angrenzenden Zellschichten findet nur statt: 1. am Urmund oder an der Primitivrinne, wo alle vier (resp. drei) Keimblätter untereinander verbunden sind (peristomales Mesoderm), und 2. zu beiden Seiten der Chordaanlage (gastrales oder axiales Mesoderm).

5. Die erste Anlage der mittleren Keimblätter beobachtet man an den eben genannten Keimbezirken und sieht sie von ihnen aus sich nach vorn, nach hinten und seitwärts ausbreiten. Nach vorn vom Urmund erscheinen sie als paarige, durch die Chordaanlage getrennte Anlagen, nach rückwärts vom Urmund dagegen unpaar.

6. Während sich die Chorda entwickelt, lösen sich die beiden paarigen Anlagen der mittleren Keimblätter an den Stellen, an denen ihr Einwachsen erfolgt ist, von den angrenzenden Zellenschichten ab, und gleichzeitig wachsen unter der Chorda die beiden Hälften des Darmdrüsenblattes zusammen, wodurch der Darm seinen dorsalen Abschluß erhält.

Auf Grund dieser Tatsachen können wir nur zu der *einen* Deutung gelangen: *Wenn die mittleren Keimblätter von keinem der Grenzblätter durch eine in loco stattfindende Abspaltung entstehen, so kann ihre von einem bestimmten Keimbezirk allmählich erfolgende Ausbreitung nur auf einem Einwachsen von Zellen beruhen, welches von den Stellen aus geschieht, an denen ein Zusammenhang mit anderen Zellenschichten nachgewiesen ist. Das Hauptmaterial zu ihrem Wachstum beziehen die mittleren Keimblätter von Zellen, welche am Urmund zwischen die beiden Grenzblätter einwandern.*

Diese Einwanderung von Zellen aber kann, wie beim Amphioxus, als ein Einfaltungsprozeß der primären Keimblätter gedeutet werden. In der Art der Einfaltung besteht freilich *ein* sehr auffälliger und scheinbar wichtiger Unterschied zwischen Amphioxus und den übrigen Wirbeltieren. Beim Amphioxus entsteht das mittlere Keimblatt als ein hohler Sack durch Faltung des inneren Keimblattes, bei den übrigen Wirbeltieren als eine vorwiegend solide Zellen-

masse, wenn wir von den Spalten absehen, die in der Umgebung des Urmundes und zu beiden Seiten der Chorda eine Strecke weit in dieselbe als Rudimente von Cölomspalten eindringen. Die nicht wegzuleugnende Verschiedenheit läßt sich aber recht gut in der Weise erklären, daß in den soliden Anlagen des mittleren Keimblattes ein Hohlraum nur deswegen fehlt, weil infolge der den Urdarm ausfüllenden Dottermasse die zelligen Wandungen des Sacks von Anfang an fest aufeinander gepreßt sind. Für diese Deutung sprechen, abgesehen von der anderweitigen großen Übereinstimmung mit den Verhältnissen des Amphioxus lanceolatus, namentlich noch drei Gesichtspunkte.

1. Bei allen Wirbeltieren tritt im mittleren Keimblatt frühzeitig ein Spaltraum auf, der von epithelial angeordneten, oft kubischen oder zylindrischen Zellen umgeben wird. Es stellen dann parietales und viszerales Blatt, wie in besonders frappanter Weise bei den Selachiern schon auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium zu sehen ist, epitheliale Lamellen dar, das sogenannte Mesepithel. 2. Von den epithelialen Lamellen stammen beim Erwachsenen echte Epithelmembranen ab, wie das peritoneale Flimmerepithel mancher Wirbeltiere, außerdem Drüsen, die in vieler Hinsicht den aus Epithelmembranen entstehenden Drüsen gleichen (Nieren, Hoden, Eierstock). 3. Der Einwand, daß das mittlere Keimblatt der Wirbeltiere als eine einzige Zellenmasse angelegt werde und somit nicht zwei Epithelblättern gleichwertig sein könne, verliert sein Gewicht für jeden, der die zahlreichen, anderweitig vorkommenden, analogen Entwicklungserscheinungen kennt, wo Organe, die hohl sein sollten, sich als solide Zellenmassen zuerst entwickeln. Als solche werden wir später noch die solide Anlage des Nervenrohres der Knochenfische, vieler Sinnesorgane und der meisten Drüsenschläuche aufführen, welche als solide Sprossen von Epithellamellen entstehen und erst später, wenn sie in Funktion treten, eine Höhlung durch Auseinanderweichen der Zellen gewinnen.

SIEBENTES KAPITEL.

Die Urmundtheorie.

Der Urmund ist ein Organ, welches in der Entwicklung der Wirbeltiere eine außerordentlich wichtige Rolle spielt. Denn in seiner unmittelbaren Umgebung laufen viele Prozesse ab, welche für die ganze Gestaltung und das Wachstum des Wirbeltierkörpers und somit für eine ganze Reihe weiterer Probleme grundlegend sind. Es empfiehlt sich daher, seiner genaueren Untersuchung noch einen besonderen Abschnitt zu widmen und ihm die Überschrift „Urmundtheorie" zu geben. Wie in der Keimblattbildung, zeigen sich auch wieder in der Entwicklung des Urmunds Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Klassen der Wirbeltiere, die wir hiernach wieder in vier Gruppen einteilen wollen. Zuerst sollen die Verhältnisse bei Amphioxus, den Cyclostomen, Amphibien usw., zweitens bei Selachiern und Teleostiern, drittens bei Reptilien und Vögeln und zuletzt bei den Säugetieren besprochen werden.

Erste Gruppe. Amphioxus, Cyclostomen, Amphibien usw.

Eine Öffnung, an welcher sich das innere Keimblatt eingestülpt hat, und an welcher die durch Einstülpung entstandene Urdarmhöhle noch mit der Außenwelt in Verbindung bleibt, läßt sich mit aller Deutlichkeit nur in der Entwicklung des Amphioxus, der Cyclostomen, Amphibien, Dipneusten und einiger Ganoiden erkennen. Bei den übrigen Wirbeltieren sind Bildungen, welche dem Urmund entsprechen, nur durch genaue Untersuchung, Vergleichung und darauf gegründete Deutung nachzuweisen. Es ist daher selbstverständlich, daß die bei der ersten Gruppe beobachteten Erscheinungen der Urmundtheorie zur Grundlage dienen müssen.

Beim Amphioxus hat die Gastrula am Anfang ihrer Entwicklung die Form einer flachen, ovalen Schüssel mit einem sehr weiten Urmund (Fig. 235).

Von diesem Anfangsstadium an wird der Urmund rasch enger und enger (Fig. 105) und stellt schließlich ein ganz kleines, unscheinbares Loch dar (Fig. 236). So erhält er sich schließlich längere Zeit und wird, während der Embryo jetzt stark in die Länge zu wachsen beginnt, immer an seinem hinteren Ende vorgefunden, wo er zuerst an der Rückenfläche frei ausmündet und auch später als Canalis neurentericus in das Ende des Nervenrohres (Fig. 158 *cn*) eingeschlossen wird (vgl. S. 197).

Wie die Verengerung des Urmundes zustande kommt, ist eine seit mehreren Jahren lebhaft diskutierte Frage. Namentlich handelt es sich darum, zu entscheiden, ob sie konzentrisch oder exzentrisch erfolgt.

Konzentrisch ist die Verengerung, wenn sich der Urmundrand in seinem „ganzen Umfang gleichmäßig zusammenzieht, so daß die spätere kleine Öffnung etwa der Mitte der ursprünglichen Ausdehnung entspricht. Mit der Bezeichnung eines exzentrisch erfolgenden Urmundschlusses dagegen verbindet man die folgende Vorstellung:

Die Verengerung des weiten Urmundes geht von einer ganz bestimmten Stelle aus, welche dem Kopfende des späteren Embryos entspricht. Die links und rechts hiervon gelegenen Zellen des Randes, an welchem sich äußeres in inneres Keimblatt umschlägt, wachsen einander entgegen und vereinigen sich allmählich in einer Linie, welche mit der Medianebene des Embryos zusammenfällt. So schließt sich der Urmund von vorn nach hinten bis auf einen kleinen Rest, welcher sein hinterster oder kaudaler Abschnitt ist. In Fig. 236 z. B. ist in dieser

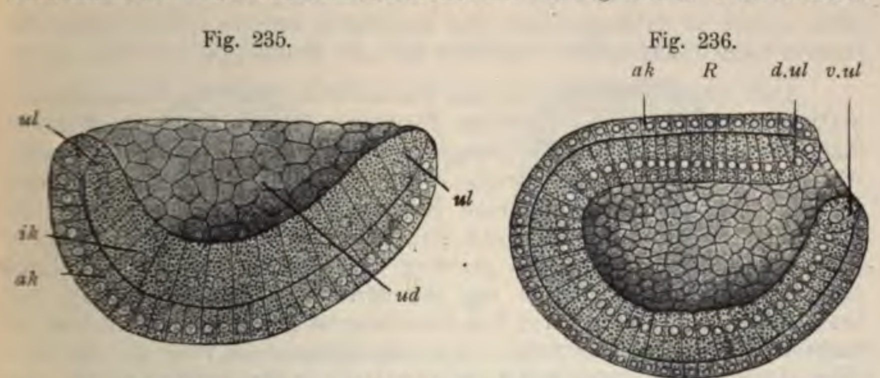


Fig. 235. **Schüsselförmige Gastrula.** Nach HATSCHEK. *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt; *ud* Urdarm; *ul* Urmundlippen.

Fig. 236. **Gastrula mit ausgeprägter Rückenfläche und engerem, dorsal gelegenen Urmund.** *d.ul*, *v.ul* dorsale und ventrale Urmundlippe; *ak* äußeres Keimblatt; *R* Rückenfläche.

Weise durch Verwachsung der Urmundränder die Wandstrecke, welche zwischen den Buchstaben *ak* und *d.ul* gelegen ist, neu gebildet worden und in Fig. 158 die ganze Strecke zwischen us^1 und *cn*. Durch den von vorn nach hinten allmählich fortschreitenden Verschluß des Urmundes entsteht die ganze Rückengegend des Embryos, aus welcher sich dann weiterhin Chorda, Nervenrohr und Ursegmente entwickeln.

Es liegt auf der Hand, daß, je nachdem man einen konzentrischen oder einen exzentrischen Verschluß des Urmunds annimmt, die Achsen der Gastrula zu den späteren Hauptachsen des wurmförmig gewordenen Embryos eine sehr verschiedene Orientierung erhalten.

HATSCHEK hat sich, was den Amphioxus betrifft, schon 1881 in seiner Monographie für den exzentrisch erfolgenden Verschluß des Urmunds in der oben näher präzisierten Weise ausgesprochen. Man hat neuerdings gegen seine Deutung mehrfach Einwände erhoben und besonders geltend gemacht (SOBOTTA u. a.), daß HATSCHEK keinen einzigen zwingenden Beweis für seine Ansicht beigebracht habe. Das ist richtig. Auch glaube ich, daß ein solcher durch das Studium der Amphioxusentwicklung nicht leicht zu liefern sein wird. Trotzdem

halte ich die Darstellung von HATSCHEK für vollkommen richtig, weil viele Befunde in der Entwicklung aller Wirbeltiere zu ihren Gunsten sprechen und überhaupt durch die Urmundtheorie erst verständlich und erklärbar werden. In erster Linie verweise ich hier auf die bei Amphibien experimentell festgestellten Tatsachen.

Um einen genaueren Einblick in die Veränderungen des Urmunds zu den verschiedenen Zeiten der Gastrulation beim Frosch zu gewinnen, habe ich die früher schon beschriebene Kompressionsmethode benutzt, und, indem Marken mit Tusche auf dem Objektträger angebracht wurden, festgestellt, daß die vordere Urmundlippe an dem Rande des Dotterfeldes, wo sie zuerst angelegt wird, nicht stehen bleibt, sich vielmehr stetig über das Dotterfeld nach seinem entgegengesetzten Rand zu vorschiebt und dadurch an das spätere hintere Ende des Embryos zu liegen kommt. Durch Überwachsung von seiten der Urmundränder wird das weiße Dotterfeld in den Urdarm aufgenommen und über ihm der Teil der Gastrulawand gebildet, welcher zum Rücken des Embryos wird. Denn es entstehen hier, wie sich durch weitere Beobachtung der in ihrer Lage fixierten Eier feststellen läßt, die Medullarwülste (Fig. 113B).

Daß eine Überwucherung des Dotterfeldes durch die Urmundlippen stattfindet, ist auch von anderen Forschern (ROUX, MORGAN, WILSON, ASSHETON, usw.) experimentell festgestellt worden; doch lassen einige auch die ventrale Urmundlippe, welche erheblich später gebildet wird, dabei beteiligt sein, worüber ich keine Beobachtungen gesammelt habe. So faßt H. V. WILSON (1900) seine Experimente in den Satz zusammen: „The results of my numerous pricking experiments lead me to believe that in the normally placed egg the dorsal lip is not stationary, but that both dorsal and ventral lips move across the yolk to the centre of the (originally) lower surface. Also an examination with the inverted microscope, of the perfectly normal egg, leads to the conclusion that the dorsal lip travels at any rate over a part of white surface." „A part of the white surface measuring 120° is ultimately covered by the contracting blastopore lip."

Gegen die oben angegebene Deutung der Experimente, welche an komprimierten oder in Zwangslage gehaltenen Froscheiern angestellt worden sind, hat sich OSCAR SCHULTZE erklärt. Er gibt zwar zu, daß in vielen Fällen an komprimierten Eiern die dorsale Urmundlippe über die untere Hemisphäre wandert, und daß die Medullarplatte nach unten zu liegen kommt; er stellt aber die Beweiskraft dieser Experimente in Abrede aus dem Grunde, weil seiner Ansicht nach „gar keine vollständige Zwangslage des Eies existiere". Es bleibe dahingestellt, inwieweit dieser Einwurf ein berechtigter ist.

Bei äußerer Untersuchung des Amphibieneies fällt an seiner späteren Rückenfläche zur Zeit, wo der Urmund bis auf einen kleinen Längsspalt geschlossen ist, und ehe noch die Medullarwülste deutlich hervortreten, eine feine, von vorn nach hinten zum Urmundrest verlaufende Furche auf, die sogenannte Rückenrinne (Fig. 113 B). Sie ist besonders deutlich am Tritonei ausgeprägt (Fig. 237 u. 238). Sie bezeichnet nach meiner Meinung die Gegend, in welcher von vorn nach hinten sich die Urmundnaht vollzogen hat, und findet, wenn sie auch nicht direkt als Nahtlinie bezeichnet werden kann, doch in diesem Vorgang selbst ihre Erklärung. Nur längs der Rückenrinne besteht die dorsale Wand der Gastrula aus zwei Zellenblättern, dem äußeren und

dem inneren Keimblatt, von welchen das letztere die Chordaanlage liefert (siehe Fig. 167, S. 202 u. Fig. 169, S. 204).

Noch wichtiger aber für die Beurteilung der Frage ist das Ergebnis der Untersuchung von Querschnittserien durch die Strecke der Rückenrinne, welche unmittelbar vor dem noch offenen Urmundrest liegt. Denn hier findet man auf jüngeren und älteren Stadien der Entwicklung äußeres und inneres Keimblatt miteinander verschmolzen. Man erhält ein Bild, wie es in jeder Beziehung der Theorie von der Verschmelzung der Urmundlippen entspricht. Daß die Verschmelzung nur immer eine kleine Strecke unmittelbar vor dem Urmundrest, nie aber in ganzer Länge der Rückenrinne vorgefunden wird, hat nichts Auffälliges für den, der bei den verschiedensten anderen Organen (Nervenrohr, Amnion usw.) den Prozeß der Nahtbildung in seinen Einzelheiten studiert hat. Denn er weiß, daß der Verschmelzung der Faltenränder in der Regel eine Trennung der äußeren von den inneren Faltenblättern mehr oder minder unmittelbar nachfolgt. (Man vgl. hierüber S. 159.)

Fig. 237. Fig. 238.

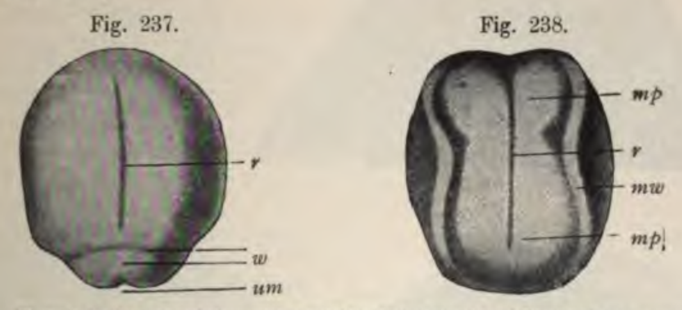


Fig. 237. **Ei von Triton taeniatus mit deutlich entwickelter Rückenrinne, vom Rücken aus gesehen.** 53 Stunden nach künstlicher Befruchtung. Nach HERTWIG, 1883. *r* Rückenrinne; *um* Urmund; *w* Wulst zwischen Urmund und Rückenrinne.

Fig. 238. **Ei von Triton taeniatus mit deutlich entwickelten Medullarwülsten und Rückenrinne.** 60 Stunden nach künstlicher Befruchtung. Nach HERTWIG, 1883. *mp* Medullarplatte; *mw* Medullarwülste; *r* Rückenrinne.

Zur Veranschaulichung dieser wichtigen Verhältnisse möge eine Auswahl von Figuren dienen aus drei Querschnittserien durch die in Betracht kommende Gegend jüngerer und älterer Embryonen. Die Fig. 239—242 sind Photographien von Balsampräparaten eines in Querschnitte zerlegten Tritoneies, welches nur wenig weiter entwickelt ist als das in Fig. 237 abgebildete. Auf dem ersten Schnitt der Serie (Fig. 239) sind beide Urmundlippen (*ul*) nur durch einen sehr feinen Spalt (*um*) getrennt; auf einigen Schnitten weiter nach vorn liegen sie mit ihren Oberflächen dicht aneinander, doch deutet noch eine feine Linie eine Sonderung in die linke und rechte Hälfte an. In der jetzt folgenden Fig. 240 ist mit dem Schwund dieser Linie ein medianer Zellenstreifen entstanden, in welchen von außen und innen eine Rinne (*f*) einschneidet. Und wieder einige Schnitte weiter nach vorn (Fig. 241 u. 242) bildet sich mit immer größerer Deutlichkeit in dem Zellstreifen ein Spalt aus, durch welchen er in ein äußeres und inneres Blatt getrennt wird. Das sind eine Reihe von Veränderungen, wie sie sich immer an Nahtstellen, wo Faltenränder verschmelzen, abzuspielen pflegen. Daher scheint mir auch keine andere Deutung dieser Befunde möglich, als daß vor dem offenen Stück des Urmunds eine geschlossene Strecke desselben sich

befindet, d. h. eine Strecke, in deren Bereich die Urmundränder durch Naht verschmelzen und sich dann weiter nach vorn in ein äußeres Blatt (das Ektoderm oder die sich aus ihm entwickelnde Medullarplatte) und in ein inneres Blatt (die Chordaanlage [*ch*]) spalten.

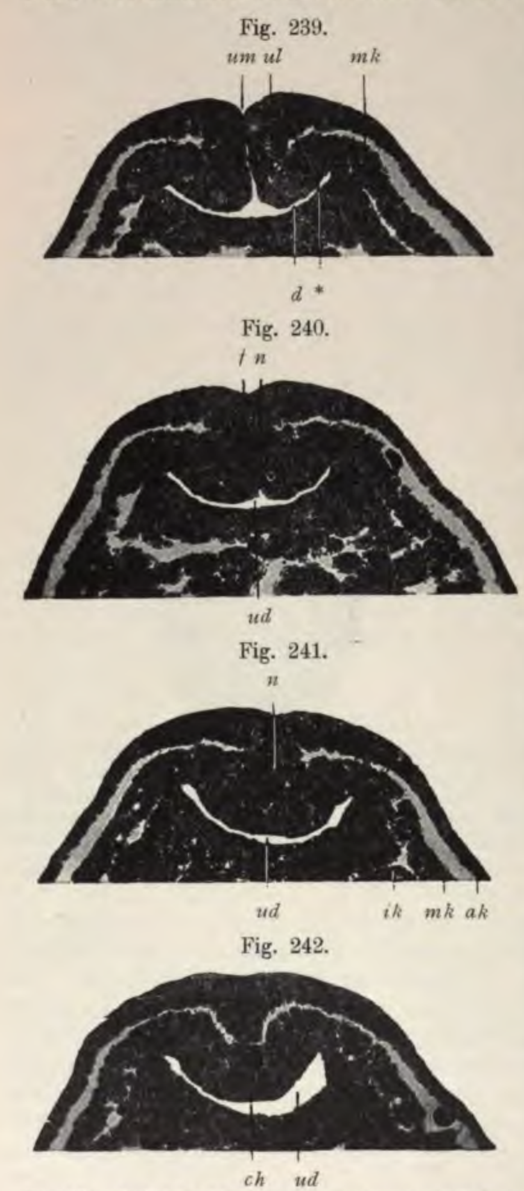


Fig. 239–242. **Vier Bilder aus einer Schnittserie eines Tritoneies mit Rückenrinne aus der Gegend unmittelbar vor dem Blastoporus.** Photographien eines Präparates von RÖTHIG. *um* Urmund; *ul* Urmundlippe; *mk* mittleres Keimblatt; *d* Dotter; *f* Furche in der Nahtstelle; *n* Naht; *ud* Urdarm; *ak* äußeres; *ik* inneres Keimblatt; *ch* Chordaanlage.

Ein Pendant hierzu liefern die zwei Figuren 243 und 244 aus einer Querschnittserie durch ein Froschei mit rundem Blastoporus. Fig. 244 zeigt einen Schnitt etwas vor der vordersten Blastoporuslippe. In der Medianebene befindet sich eine einzige, ziemlich breite, kleinzellige Masse, deren untere, den Urdarm begrenzende Fläche ebenso pigmentiert ist wie die ektodermale Deckschicht. Seitwärts davon ist die dorsale Wand des Embryos durch das Auftreten feiner Spalten deutlich in drei Keimblätter gesondert, von denen das innere eine einfache Lage von unpigmentierten Dotterzellen ist und sich von dem pigmentierten Mesoderm sowohl als von der eben erwähnten, noch dunkler pigmentierten, unteren Zellenlage des Nahtstreifens scharf abhebt. Die Grenze gegen letztere entspricht der Stelle, die in den Fig. 243 und 245 als Urdarmlippe (*dl*) bezeichnet wird. Daß beim Frosch durch die Verschmelzung der Blastoporuslippen ein Bild wie das vorliegende zustande kommen muß, wird man leicht verstehen, wenn man einen Schnitt durch den offenen Teil des Blastoporus (Fig. 243) näher betrachtet und seine Ränder sich zusammengelegt vorstellt. Man beachte dabei, wie die Blastoporuslippen an ihrer unteren Fläche eine große Strecke weit tief schwarz pigmentiert sind bis zu der mit einem

Stern markierten Stelle, welche der gleich bezeichneten Stelle in Fig. 244 entspricht und ebenfalls als Rand der Darmlippe und als peristomale Ursprungslinie des mittleren Keimblattes gedeutet werden muß.

Entsprechende Befunde gewähren Querschnitte, welche bei älteren Froschembryonen durch die jeweils in Verschluß begriffene Strecke des Urmunds hindurchgelegt werden. Bei einer Froschlarve, bei welcher sich die Medullarwülste zum Rohr zusammenneigen, sind in der Umgebung des spaltförmigen Restes vom Blastoporus die Lippenbildungen deutlicher als je zuvor ausgeprägt (Fig. 245 *um*). Zwischen Urmundlippe und Darmlippe (*dl*) dringt eine kleine Strecke weit eine ziemlich tiefe, meist von stark pigmentierten Zellen eingefaßte Spalte * (vergleichbar der Cölombucht bei den Selachiern, Fig. 174), in das mittlere Keimblatt hinein. Die vorspringenden Darmlippen (*dl*) zeigen an ihrem Rand einen Umschlag der Dotterzellen des Darmdrüsenblattes in die pigmentierten Zellen des peristomalen Mesoderms. In dem dicht vor dem Blastoporus geführten Schnitt sieht man wieder die Verschmelzung der Urmundränder zum Nahtstreifen (*n*). In Fig. 246 schneidet in die verschmolzene Zellenmasse (*n*) von oben noch eine tiefe Rinne (*r*) ein. An der unteren Seite der Naht, welche sich durch größeren Pigmentreichtum auszeichnet, springen links und rechts die Darmlippen (*dl*) wie am offenen Teil des Blastoporus hervor; eine Cölombucht * ist ebenfalls noch, wenn auch etwas weniger tief, vorhanden. Bei Verfolgung

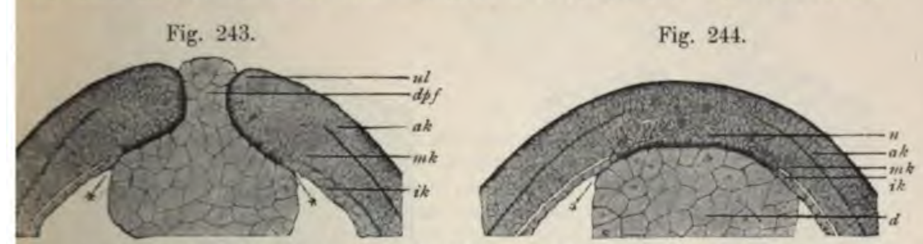


Fig. 243 u. 244. **Zwei Schnitte durch den Urmund und die vor dem Urmund gelegene Verwachsungsnaht eines Eies von Rana fusca mit engem Blastoporus und kleinem, rundem Dotterpfropf.** Nach Hertwig. In den Figuren 243—248 bedeuten: *ak*, *ik*, *mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt; *d* Dotter; *dpf* Dotterpfropf; *dl* Darmlippen; *ch* Chordaanlage; *mp* Medullarplatte; *n* Naht; *ul* Urmundlippe; * Umschlagstelle der Darmlippe.

der Schnittserie nach vorn (Fig. 247 u. 248) sieht man, wie sich das Zellenmaterial der Nahtlinie oder der intermediäre Substanzstreifen gleich in Medullarplatte (*mp*) und Chorda (*n*) sondert, deren Differenzierungszone, je älter der Embryo wird, um so näher an den vorderen Urmundrand herangerückt ist. Gleichzeitig schnürt sich das Mesoderm an seiner parachordalen Ursprungslinie ab. Die Chorda (Fig. 248 *ch*) wird vorübergehend in die Wand des Darmrohrs eingeschaltet, um später wieder ausgeschaltet zu werden.

Wie in den angeführten Beispielen verhält es sich in jedem Fall, mag man die Querschnittserien durch Amphibien-Embryonen mit 10, 11, 12 oder mehr Rückensegmenten hindurchlegen. Bei der Serie von hinten nach vorn findet man immer dieselbe Folge von Bildern, erst den offenen Urmund, dann eine Region, wo seine Ränder sich dicht zusammenlegen und dann zu einem Zellstrang verschmelzen, endlich eine Region, wo der Strang sich in Chorda und Medullarplatte sondert. Man kann in diesen Befunden nur eine Reihe sich aneinander anschließen-

der und auseinander hervorgehender Entwicklungszustände erblicken, derart, daß immer das ältere Stadium nach vorn, das jüngere weiter nach hinten gelagert ist. Wenn nun aber bei der Entstehung des zehnten Rückensegments ein Stück Urmund sich schließt und ebenso bei der Entstehung des elften, zwölften usw., der offen bleibende Urmund aber hinter dem jeweilig letzten Segment immer noch als nahezu gleich großer Rest vorgefunden wird, so wird man notgedrungen zu der Annahme geführt, daß sich der hintere Teil des Urmunds durch Wachstum in demselben Maße ergänzen muß, als er nach vorn durch den Verschluß verliert.

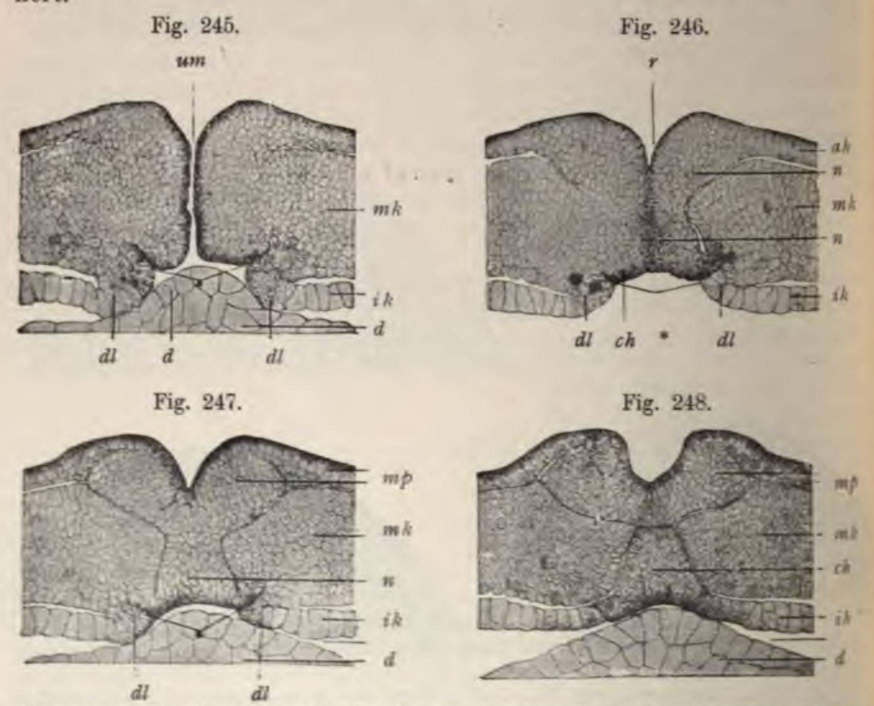


Fig. 245—248. **Vier Schnitte durch den Urmund und die vor dem Urmund gelegene Differenzierungszone von einem Ei mit hoch erhobenen Medullarwülsten, die sich zum Verschluß zusammenneigen.** Nach HERTWIG, 1883, Tafel VIII, Fig. 1—4. Buchstabenerklärung wie in Fig. 243. *r* Rinne an der Nahtstelle.

Ebenso wichtig für die Entscheidung unserer Frage wie das konstante Vorkommen einer Verwachsungsnaht vor dem jeweilig vorderen Rand des Urmunds ist das Tatsachenmaterial, welches die eigentümliche Mißbildung der Spina bifida liefert.

Durch künstliche Eingriffe kann man es erreichen, daß bei Froscheiern zwar der eine Teil der Gastrulation, das Einwandern (Invagination) von Zellmaterial, vor sich geht, dagegen infolge einer gewissen Schädigung der Eier der exzentrische Verschluß des Urmundes entweder ganz oder teilweise unterbleibt. Unter diesen Umständen bilden die Urmundränder einen großen Ring, der das ganze Dotterfeld einschließt und gleichsam als einen enorm entwickelten RUSCONIschen Dotterpfropf von außen sichtbar bleiben läßt. Trotz der Hemmung des Urmundschlusses, durch welche die ganze Rückengegend des Embryos nicht zustande gekommen ist, gehen die Differenzierungsprozesse

in dem Zellenmaterial der Urmundränder, welche den Rücken durch ihre Verwachsung hätten bilden sollen, weiter vor sich; nur entsteht jetzt auf der rechten und linken Seite des Urmundringes eine halbe Medullarplatte, eine halbe Chordaanlage, nur eine Reihe von Rückensegmenten, über deren Bildung erst das neunte Kapitel handelt.

Eine derartige, für die Richtigkeit der Urmundtheorie überaus beweiskräftige Hemmungsmißbildung, welche übrigens zuweilen auch im Freien gesammelte Froscheier zeigen, ist in den Fig. 249 und 250 abgebildet. Fig. 249 gibt eine Ansicht des ganzen mißgebildeten Froschembryos. Man kann an dem ovalen, eine flache Schüssel darstellenden Gebilde Kopf- und Schwanzende (*k* und *ar*) deutlich unterscheiden. Am Kopfende ist der vorderste Teil der von dicken Medullarwülsten umgebenen Hirnplatte entstanden, an deren hinterem Rand eine Einsenkung in die Kopfdarmhöhle führt (*kd*). Hinter ihr ist die ganze Rückengegend durch einen weiten Schlitz geöffnet, durch welchen der Nahrungsdotter nach außen hervorsieht. Rings umschlossen wird der große,

Fig. 249. Fig. 250.

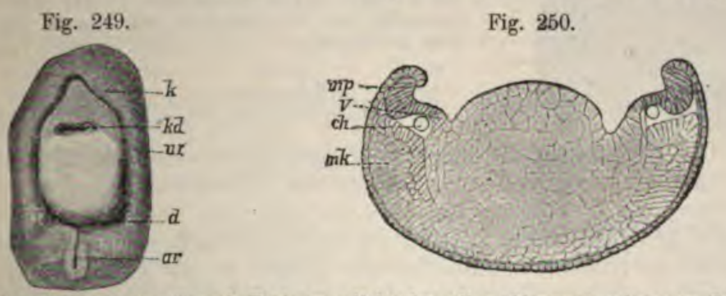


Fig. 249. **Mißgebildeter Frosch-Embryo mit hochgradiger Urmundspalte vom Rücken aus gesehen.** *k* Kopf; *kd* Eingang in die Kopfdarmhöhle; *ur* Urmundrand; *ar* Afterrinne; *d* Eingang in den Enddarm.

Fig. 250. **Querschnitt durch das hintere Drittel des Rumpfes der in Fig. 249 abgebildeten Mißbildung.** *mp* Medullarplatte; *v* Verbindungsstelle der Medullarplatte mit dem Dotter; *ch* Chorda; *mk* mittleres Keimblatt.

den offen gebliebenen Urmund ausfüllende Dotterpfropf vom Urmundrand (*ur*), der die Hirnwülste nach hinten weiter fortsetzt und selbst stark verdickt ist, weil er sich schon in verschiedene Organe differenziert hat. Denn wie der Querschnitt (Fig. 250) lehrt, welcher etwa durch die Mitte des in Fig. 249 abgebildeten Embryos hindurchgelegt ist, befindet sich der Urmundrand schon auf einem weit vorgeschrittenen Embryonalstadium; er hat sich in eine halbe Medullarplatte (*mp*), in Chorda (*ch*), mittleres Keimblatt *mk*) und Rückensegmente gesondert.

Zugunsten unserer Urmundtheorie spricht ferner noch in hohem Maße die Beobachtung, daß Hemmungsbildungen des Frosches, welche die in den Fig. 249 und 250 abgebildete, hochgradige Urmundspalte zeigen, sich nachträglich noch in nahezu normale Embryonen umbilden können. Es wachsen ihre getrennten Organhälften nachträglich noch in der Weise, wie es bei normalem Verlauf die Urmundränder tun, über das Dotterfeld von links und rechts nach der Medianebene herüber (Fig. 251) und beginnen allmählich von vorn nach hinten zu verschmelzen, linke mit rechter Rückenmarkshälfte, linke mit rechter Chordahälfte.

Ähnliche Mißbildungen, wie sie bei Froscheiern beobachtet sind, kommen auch bei Fischen (Forellen) und bei höheren Wirbeltieren (Huhn), zuweilen selbst beim Menschen vor und sind hier unter dem

Namen „Spina bifida" bekannt. Sie sind von um so größerem Interess als sie, wie oben gezeigt wurde, auf der gehemmten Entwicklung ein der ältesten und primitivsten Organe des Wirbeltierkörpers, des U munds, beruhen, nämlich auf dem Ausbleiben seines normalen Verschlusse

An der Hand der Urmundtheorie läßt sich jetzt auch eine se einfache Erklärung für eine Unterscheidung geben, welche wir im sechst Kapitel am mittleren Keimblatt vorgenommen hatten. Wir hatten nach den Gegenden, in denen es auf den frühesten Stadien seiner A lage mit den Nachbarorganen in unmittelbarem Zusammenhang steh in zwei Abschnitte zerlegt und nach einer von RABL eingeführten B zeichnung als gastrales und peristomales Mesoderm unte schieden. Das eine findet sich zu beiden Seiten der Chorda (Fig. 1 167), das andere in der Umgebung des offenen Teiles des Urmun (Fig. 165, 168).



Fig. 251. **Querschnitt durch eine Mißbildung Rana fusca mit Urmundspalte in der Gegend Spaltung von Rückenmark und Chorda etwas dem Dotterpfropf.** Nach HERTWIG, 1892, Taf. X Fig. 13. *ch* Chorda; *d* Darm; *mk* mittleres Kei blatt; *rs* Rückensegment; *wg* Wolffscher Ga *v* Verbindung zwischen beiden Rückenmarkshälft

Die Urmundtheorie lehrt, daß diese Unterscheidung nur die B deutung einer topographischen, für gewisse Entwicklungsstadien gültig Einteilung des Mesoderms hat, daß ihr aber eine tiefere genetische B deutung nicht zukommt. Denn da die Chordaanlage sich an der V schmelzungsstelle der Urmundränder bildet, so ist das an ihrer Sei befindliche mittlere Keimblatt ebenfalls durch Einfaltung an den U mundrändern entstanden zur Zeit, als sie sich noch nicht in der Nah linie verbunden hatten. Alles, was auf vorgerückteren Entwicklung stadien nach der Ausdrucksweise von RABL in topographischer B ziehung als gastrales Mesoderm bezeichnet werden kann, ist auf jünger Entwicklungsstadien ebenfalls peristomal gewesen und erst durch d Verschmelzungsprozeß der Urmundränder gastral geworden. Mit eine Wort: Bei den Wirbeltieren entsteht das mittlere Keimblatt überhau nur durch Einfaltung in der Umgebung der Urmundränder.

Zweite Gruppe. Selachier und Teleostier.

Infolge der Sonderung des Eies in einen zelligen und einen nich zelligen Teil, in Keimscheibe und Nahrungsdotter, bietet der Abla der Urmundbildung bei Selachiern und Teleostiern sehr abweichend und eigenartige Verhältnisse dar, die eine Vergleichung mit der Ur mundbildung des Amphioxus und der Amphibien zu einer schwierige Aufgabe machen. Trotzdem, glaube ich, lassen sich auch hier die obe festgestellten, fundamentalen Beziehungen erkennen, welche der Urmund mit seiner Umgebung für den ganzen Aufbau des Wirbeltierkörpers besitzt.

Bei den Selachiern und Teleostiern findet die Urmundbildung – und das ist als ein besonders charakteristischer Zug für sie zu bezeichnen – genau an der Übergangsstelle des zelligen in den nicht zelligen Tei des Eies statt. Ihr Keimscheibenrand ist daher der Rand zone des Amphibieneies zu vergleichen. Wie bei dieser beginnt di Einstülpung an einer kleinen Stelle des Keimscheibenrandes (Fig. 252 *ud*

um sich von hier nach links und nach rechts weiter auszudehnen. Der sich bildende Umschlag des äußeren in das innere Keimblatt entspricht der vorderen Urmundlippe des Amphibieneies (Fig. 253 *vl*). Unmittelbar vor ihr legt sich durch Verdickung des äußeren Keimblattes der vordere quere Hirnwulst an, in welchem ein relativ fester Punkt für die Vergleichung gegeben und schon frühzeitig das embryonale Kopfende markiert ist.

Nach den wichtigen Vorgängen, die sich am Keimscheibenrand abspielen, lassen sich an ihm zwei verschiedene Bezirke unterscheiden,



Fig. 252. **Medianschnitt durch eine Keimblase von Pristiurus, an welcher die Gastrula-Einstülpung beginnt.** Nach Rückert. *ud* erste Anlage des Urdarms; *B* Keimblasenhöhle; *dk* Dotterkerne; *fd* feinkörniger Dotter; *gd* grobkörniger Dotter; *V* vorderer; *H* hinterer Rand des Keims.

erstens ein Bezirk, an welchem die Urmundbildung eingetreten ist, und zweitens ein Bezirk, welcher noch den ursprünglichen Charakter der Randzone des Amphibieneies besitzt. Um sie mit einem Worte kurz zu bezeichnen, habe ich für sie die Namen Urmundrand und Umwachsungsrand vorgeschlagen. Urmund nenne ich den anfangs kleinen, später immer ausgedehnter werdenden Bezirk des Keimscheibenrandes, an welchem wirklich, wie bei der Gastrulabildung des Amphioxus und der Amphibien, eine Einstülpung von Zellen und eine Entwicklung von Keimblättern stattfindet. Am Anfang dient das einwachsende Zellenmaterial zur Bildung des inneren Keimblattes und zur Umgrenzung der Urdarmhöhle (Fig. 253), später zur Bildung der mittleren Keimblätter.

Fig. 253. **Längsdurchschnitt durch eine Keimblase von Triton mit beginnender Gastrula-Einstülpung.** *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt; *kh* Keimblasenhöhle; *ud* Urdarm; *u* Urmund; *dz* Dotterzellen; *dl*, *vl* dorsale, ventrale Lippe des Urmunds.

Vom Urmundrand unterscheidet sich der Umwachsungsrand durch das Fehlen einer Invagination und einer Keimblattbildung. Es entwickeln sich an ihm weder ein inneres noch ein mittleres Keimblatt. Die Veränderungen, die sich hier vollziehen, bestehen vorwiegend darin, daß sich der zellige Rand durch Vermehrung und stärkere Abplattung seiner Elemente über einen immer größeren

Teil der ungeteilten Dottermasse ausbreitet und ihn mit äußerem Keimblatt überzieht. Dabei scheint er mir auch an der Bildung von Mesenchymgewebe (wohl in besonders hohem Grade bei den Selachiern) beteiligt zu sein und wahrscheinlich auch Zellenmaterial für Blutgefäße und Blut zu liefern, welche im vorderen Bezirk der Keimhaut früh auftreten. Hierüber vergleiche man das zehnte Kapitel.

Zur weiteren Verständigung diene noch eine Vergleichung zwischen Fisch- und Amphibieneiern unter Zugrundelegung von Durchschnitten durch Stadien, auf denen die Urmundbildung erst seit kurzem begonnen hat. Nach der von mir soeben entwickelten Ansicht entspricht auf dem voranstehenden Durchschnitt durch eine Tritongastrula (Fig. 253) die erst kürzlich gebildete vordere Urmundlippe (*dl*) dem Urmundrand der Keimscheibe eines Selachiers (Fig. 252 *H*); die noch frei zutage liegende Masse der Dotterzellen (das Dotterfeld) entspricht dem noch nicht von den Keimblättern umwachsenen, nicht zelligen Dottermaterial des Fischeies; die mit einem Stern bezeichnete Stelle endlich (Fig. 253 *), an welcher bei den Amphibien die kleinzellige Schicht (die ehemalige animale Hälfte der Keimblase) in den Haufen der Dotterzellen übergeht, oder die Randzone GÖTTES, ist dem Umwachsungsrand der meroblastischen Eier (Fig. 252 *V*) zu vergleichen.

Zu dem für die Amphibien beschriebenen weiteren Verlauf der Urmundbildung lassen sich übereinstimmende Momente auch für die Fische nachweisen, und zwar in zwei wichtigen Punkten: 1. in der allmählich von vorn nach hinten erfolgenden Umwandlung von Umwachsungsrand in Urmundrand und 2. in einem exzentrisch erfolgenden Urmundschluß durch Verwachsung der Urmundränder.

Was den ersten Punkt betrifft, so ist in bezug auf die Zeit und den Ablauf der Umwandlung eine Differenz zwischen HANS VIRCHOW und mir entstanden. Während nach meiner Deutung der aufeinander folgenden Stadien beim Lachsei die Umwandlung nur langsam vor sich geht, gibt VIRCHOW an, daß bei den Fischen, insbesondere bei der Forelle, die Urmundbildung, bald nachdem sie am hinteren Rande der Keimscheibe begonnen habe, auch am vorderen Rande eintrete. Nun ist zwar richtig, daß sich schon bei relativ kleinen und jungen Keimscheiben eine geringfügige Einbiegung des Scheibenrandes auch vorn bemerkbar macht. Dieselbe ist aber nicht nur sehr unbedeutend, sondern läßt sich den Vorgängen, die sich am hinteren Rande abspielen, überhaupt nicht vergleichen. Dies lehren ganz offenbar Sagittalschnitte durch Keimhäute, welche über die Zeit, wo schon am vorderen Rand die Urmundbildung nach VIRCHOW eingetreten sein soll, weiter hinaus entwickelt sind.

An einem in Fig. 254 abgebildeten Sagittaldurchschnitt durch einen Forellenkeim ist der Unterschied zwischen hinterem und vorderem Rand, zwischen hinterem und vorderem Bezirk der Keimhaut sehr deutlich ausgeprägt. Am hinteren Rand (*H*) ist ein wirklicher Umschlag vorhanden, an welchem das äußere Keimblatt (*ak*) in ein von ihm deutlich gesondertes und gut entwickeltes unteres Blatt (*ik* + *mk*) umbiegt. Der vordere Rand (*uw*) ist zwar etwas verdickt, aber es fehlt zwischen äußerem Keimblatt und Dotter ein zweites Blatt. Hätte eine Einstülpung, wie VIRCHOW meint, am vorderen Rand schon auf jüngeren Stadien begonnen, meinetwegen zur Zeit, als er erst bis zu der durch ein Kreuz (†) bezeichneten Stelle reichte, so müßte sich auf dem älteren Stadium, wenn sich die Keimhaut noch weiter ausgedehnt

hat, auf der Strecke zwischen Kreuz und dem weiter gewachsenen Rand das durch Umschlag gebildete Blatt finden. Wie aber ein solches an unserem Präparat fehlt, so fehlt es auch an noch älteren Keimen an der Stelle, wo jetzt in Fig. 254 der etwas verdickte vordere Rand liegt. Folglich hat er auch jetzt noch nicht durch Umschlag ein zweites Keimblatt gebildet. Es wird also die Dotterkugel vom vorderen Keimhautrand nur mit äußerem Keimblatt überzogen. Erst wenn die Umwachsung ziemlich vollendet und der ursprünglich vordere Rand der Keimhaut nahe an das hintere Ende des mittlerweile schon weit entwickelten embryonalen Körpers gelangt ist, ändert sich seine Beschaffenheit (Fig. 255 *E'*). Jetzt erst hat er eine beträchtliche Verdickung (*E'*) erfahren, jetzt erst hat sich durch Umschlag ein weiteres Keimblatt (*U'*) gebildet, welches sich eine Strecke weit nach hinten vom Embryo auf dem Dotter ausbreitet; mit einem Wort: es ist jetzt ein hinterer Urmundrand entstanden, wie bei den Amphibien, wenn sich die hufeisenförmige Urmundrinne zum ringförmigen Blastoporus schließt. Man vergleiche in dieser Beziehung Fig. 255 mit Fig. 110 *mk* (S. 168).

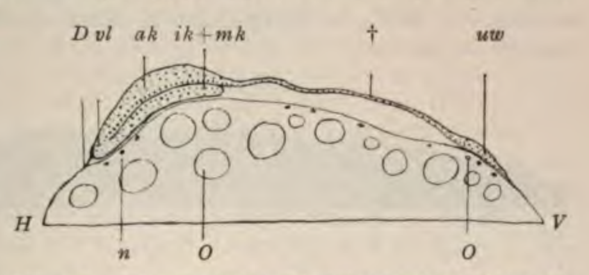


Fig. 254. **Längsschnitt durch die Keimhaut eines Salmonideneies einige Tage nach Beginn der Umwachsung.** *H* hinterer, *V* vorderer Rand; *ak* äußeres, *ik* + *mk* inneres und mittleres Keimblatt; *n* Kerne des Syncytiums; *O* Öltropfen; *vl* Urmundlippe; *uw* Umwachsungsrand; *D* Deckschicht.

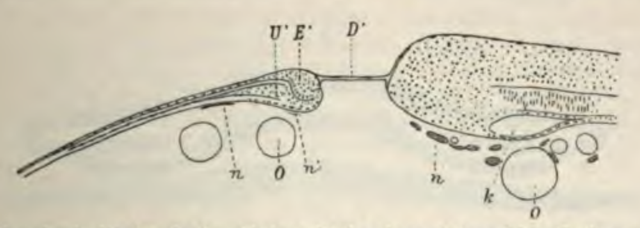


Fig. 255. **Durchschnitt durch das hintere Ende eines Salmoniden-Embryos am Ende der Umwachsung des Dotters.** Nach Virchow. *E'* verdickter Rand der hinteren Urmundlippe; *U'* unteres und mittleres Keimblatt; *D'* Deckschicht über dem Dotterloch; *n* Kerne des Syncytiums; *K* Kupffersche Blase; *O* Öltropfen.

Ähnlich scheinen mir die Verhältnisse bei den Selachiern zu liegen (Fig. 256). Auf einem Längsdurchschnitt durch einen Keim, der etwa auf derselben Entwicklungsstufe wie der in Fig. 254 abgebildete Teleostierkeim steht, erkennt man ebenfalls den Gegensatz zwischen dem am hinteren Rand der Scheibe gebildeten Urmundrand (*dl*) und dem vorn gelegenen Umwachsungsrand (*V*). Dort geht das äußere Blatt (*ak*) durch Umschlag in ein deutlich gesondertes inneres Blatt (*ik*) über, das die Begrenzung des gleichzeitig entstandenen Urdarms (*ud*) liefert.

Umschlagsrand und inneres Blatt sind vom Dotter abgehoben, weil zwischen ihnen der Urdarm liegt. Der vordere Rand (*V*) dagegen ist mit dem Dotter fest und organisch verbunden. Zwar findet man im vorderen Bereich der Keimscheibe unter dem stark verdünnten Ekto-

derm auf dem Dotter mit seinem Syncytium (*ds*) im Unterschied zu den bei den Teleostiern beobachteten Verhältnissen noch eine besondere Zellschicht (*ms*) ausgebreitet, welche bis zum Rand heranreicht. Dieselbe ist aber weder inneres noch mittleres, durch Einfaltung entstandenes Keimblatt, d. h. es ist keine Lage epithelial angeordneter, zur Begrenzung eines Hohlraums bestimmter Zellen, sondern Mesenchym, da, wie ZIEGLER von ihm angibt, es sich in sternförmige Gallertzellen umwandelt, vielleicht auch an der im vorderen Bezirk frühzeitig stattfindenden Entstehung von Blut und Blutgefäßen beteiligt ist, worüber man das zehnte Kapitel vergleiche.



Fig. 256. **Medianschnitt durch die in Fig. 171 abgebildete Keimhaut eines Selachiers.** Nach ZIEGLER. *ak* äußeres Keimblatt; *ik* inneres Keimblatt; *ud* Urdarm; *ds* Dottersyncytium; *dl* dorsale Urmundlippe; *ms* Mesenchym.

Bei dem Selachierkeim (Fig. 171), welchem der eben besprochene Längsschnitt angehört, hat sich sein Rand nach den Angaben von ZIEGLER schon in der ganzen hinteren Hälfte in Urmund umgewandelt. Dabei liefert die auf späteren Stadien der Urmundbildung vom Rand aus einwachsende Zellenmasse mittleres Keimblatt, wie es in derselben Weise auch bei den Amphibien der Fall ist. Dieses Verhältnis ist an dem Querschnitt Fig. 257, welcher in der Richtung der Linie (*sch*) durch die



Fig. 257. **Querschnitt durch den in Fig. 171 abgebildeten Selachierkeim entsprechend der Linie** *sch*. Nach ZIEGLER. *ak* äußeres, *ik*[1] inneres Keimblatt (Chordaentoderm); *ik*[2] inneres Keimblatt; *mk* mittleres Keimblatt; ** Mesodermbildungsrinne, von welcher das mittlere Keimblatt einwächst.

Keimscheibe hindurchgelegt ist, deutlich zu sehen. Das peristomale Mesoderm (*mk*), wie es RABL genannt hat, nimmt an einer scharf markierten, mit einem Stern bezeichneten Rinne des Urmundrandes (Mesodermbildungsrinne ZIEGLERS oder Cölombucht RÜCKERTS) seinen Ursprung. Nur soweit diese einwachsende Zellenmasse am Rande der Keimscheibe nach vorn reicht, was bei der Fig. 171 etwa an ihrem hinteren Drittel der Fall ist, hat sich der Urmund ausgedehnt; was davor liegt, ist Umwachsungsrand, der bei den Selachiern an der bei ihnen früh auftretenden und außerordentlich starken Mesenchymbildung mit beteiligt zu sein scheint.

Der zweite Punkt, der bei den Selachiern und Teleostiern noch aufzuklären ist, betrifft den exzentrisch erfolgenden Urmundschluß

durch Verwachsung der Urmundränder. In bezug auf diesen Punkt ist weiter daran festzuhalten, daß auf der Keimscheibe unmittelbar vor der Stelle, wo sich zuerst die Urmundrinne bildet, wie bei den Amphibien, der vordere quere Hirnwulst (Fig. 171 *h*) angelegt wird. An das zuerst entstandene Kopfende (*h*), welches für die Untersuchung einen festen Punkt abgibt, schließen sich nun allmählich die folgenden Abschnitte des embryonalen Körpers, Segment für Segment, in demselben Maße an, als sich der Rand der Keimhaut weiter über den Dotter ausbreitet (Fig. 258). Dabei bleibt der am hinteren Ende fortwachsende Embryo mit dem Keimrand immer in fester Verbindung; er hat in bezug auf ihn eine randständige Stellung, wie man dieses Lageverhältnis bezeichnet hat. Während die zuerst nach dem Kopf zu gebildeten Segmente sich weiter entwickeln und Sonderungsprozesse erfahren, ist die jüngst entstandene, an den Keimring sich anschließende Strecke immer undifferenziert und beginnt sich erst allmählich ebenfalls zu differenzieren, wenn eine neue, undifferenzierte Strecke des embryonalen Körpers sich von hinten her angefügt hat.

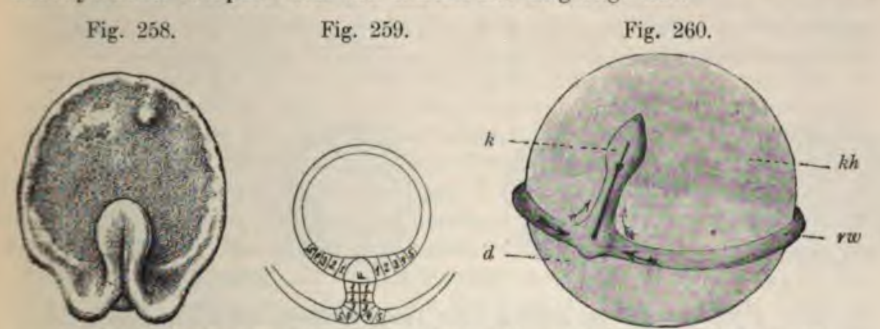


Fig. 258. **Embryo von Torpedo im Stadium** ***C*** **von Balfour.** Nach Ziegler.

Fig. 259. **Schema zur Erläuterung der Konkreszenztheorie** von His. *u* vorderstes Kopfende; *1, 2, 3, 4* usw. symmetrische Teile des Keimringes, welche sich bei der Bildung des Embryos in der Mittellinie zusammenlegen.

Fig. 260. **Ei eines Salmoniden. Umwachsung des Dotters durch den Randwulst.** Nach His. *d* Dotter; *k* Kopf; *kh* Keimhaut; *rw* Randwulst.

His hat zuerst vor einer Reihe von Jahren die bei Fischen besonders deutlich zu verfolgenden Wachstumsvorgänge durch seine Konkreszenztheorie zu erklären versucht. Nach ihm soll sich vom Kopf an der embryonale Körper dadurch bilden, daß die Seitenhälften des Keimrings von vorn beginnend nach der Medianebene zusammenrücken und als symmetrische Körperhälften verwachsen, wie es durch das nebenstehende Schema (Fig. 259 u. 260) veranschaulicht wird.

His hat in seiner Theorie auf die morphologische Bedeutung des Keimrings, auf seine Beziehung zum Urmund keine Rücksicht genommen. Indem ich an diesem Punkte einsetzte, habe ich an der Hisschen Konkreszenztheorie einige wesentliche Modifikationen vornehmen müssen. Nach meiner Anschauung ist der Keimring auf den verschiedenen Stadien der Entwicklung ein sehr veränderliches Gebilde, dessen Zellen lange Zeit sehr bedeutende Verschiebungen und Verlagerungen erfahren; er muß, ehe er sich an der Bildung der embryonalen Achsenorgane beteiligen kann, erst Urmundrand werden. An diesem aber findet ein Einwachsen von Zellenmaterial in großem Maßstabe zur Bildung des inneren und mittleren Keimblattes statt. Erst wenn hierin ein Still-

stand eingetreten ist, kann es zu einer Verwachsung der Urmundränder mit ihren weiteren Folgen kommen.

Angesichts der großen Zellverschiebungen, die bei den ersten embryonalen Prozessen stattfinden, ist es sehr schwierig anzugeben, wo die Zellgruppen, die in der Medianebene bei der Verwachsung schließlich zusammentreten, auf vorausgegangenen Stadien lagen.

Von diesen Einschränkungen und Modifikationen abgesehen, halte ich den Grundgedanken von His für vollkommen zutreffend, daß der embryonale Körper an seinem hinteren Ende durch Anfügung der nächst angrenzenden Teile des Keimhautrandes oder, wie ich mich ausdrücke, durch exzentrisch erfolgenden Verschluß der Urmundränder wächst.

Bei der Unmöglichkeit, den bei den Wachstumsprozessen stattfindenden Verschiebungen der Zellen genau zu folgen, kann die Beschreibung der komplizierten Vorgänge natürlicherweise nur eine grob schematische sein. Mehr als eine solche soll nicht gegeben werden, wenn ich jetzt versuche, an der Hand einiger schematischer Figuren darzustellen, welche Prozesse sich bei den Eiern der Teleostier und der Selachier am Umwachsungsrand und Urmundrand, der von einigen Forschern auch als embryobildender bezeichnet wird, abspielen.

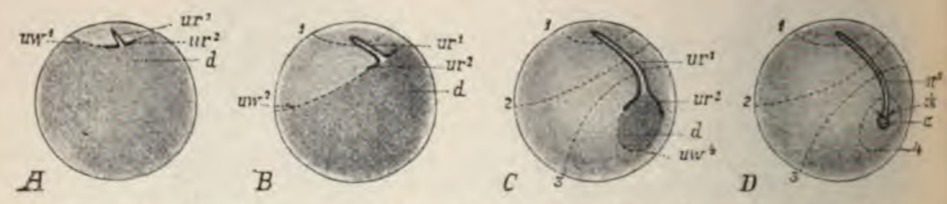


Fig. 261. **Schemata, um die Bildung eines Lachs-Embryos durch Zusammenrücken und Verwachsen der Urmundränder und um das Verhältnis des Urmundrandes** (*ur*) **zum Umwachsungsrand** (*uw*) **zu zeigen.** *uw* Umwachsungsrand. Durch die Zahlen *1—4* werden die einzelnen Stadien seines Vorrückens bezeichnet; *d* Dotter; ur^1 Urmundrand, der sich in der Urmundnaht zusammengelegt hat, ur^2 Urmundrand, der mit der Peripherie der Keimscheibe zusammenfällt; *a* After; *sk* Schwanzknospe.

In den Zeichnungen (Fig. 261 u. 270) ist der Urmundrand auf seinen verschiedenen Formzuständen durch eine dunkelschwarze Linie, der Umwachsungsrand dagegen durch eine punktierte Linie kenntlich gemacht.

Was zunächst die Teleostierentwicklung betrifft, so stellt Fig. 261 *A* schon ein etwas weiter vorgerücktes Stadium dar. Die Urmundlippe, die am Beginn der Einstülpung mit dem Rand des Keims zusammenfiel und die Form einer Sichel besaß, hat jetzt eine nach der Scheibenmitte gerichtete Einbuchtung (ur^1) erhalten. Diese ist dadurch entstanden, daß linke und rechte Hälfte der zuerst gebildeten Urmundlippe nach dem von His entdeckten Modus einander entgegengewachsen sind und sich in der Richtung eines nach der Mitte der Keimscheibe zu gezogenen Radius, der die Längsachse des zukünftigen Embryos bezeichnet, zusammengelegt haben in demselben Maße, als die Scheibe sich in der Fläche über die Dotterkugel weiter ausgebreitet hat. Der Teil, der durch Zusammenlegung und von vorn nach hinten fortschreitende Verwachsung des Urmundrandes gebildet wird, gehört dem Kopfbereich an und sitzt wie ein Höcker, „wie ein Vorstoß nach vorn“ (Rauber) dem Keimscheibenrand auf.

Drei Prozesse greifen dann beim Fortgang der Entwicklung längere Zeit ineinander. Erstens wird ein immer größerer Teil der Dotterkugel von den Keimblättern umwachsen (Fig. 261 *B* u. *C*). Die Umwachsung geschieht dabei an der Stelle, wo der Embryo sich bildet, viel langsamer als in dem übrigen Umfang der Keimhaut, was durch einen Vergleich der Figuren *A*—*C* sofort klar wird. Denn während in Fig. *B* z. B. der Umwachsungsrand von der Zahl ^{1} zu uw^2 fortgerückt ist, beträgt die Zunahme im embryobildenden Bezirk nur etwa den dritten oder vierten Teil davon. Es kann dies kaum wundernehmen, da bei der Embryobildung eine sehr viel beträchtlichere Zellenanhäufung und ganz andersartige und kompliziertere Zellverschiebungen, Einfaltungsprozesse usw. als bei der einfachen Umwachsung stattfinden. Daher darf auch nicht auf ein größeres Maß von Zellbildung am rascher fortschreitenden Umwachsungsrand geschlossen werden; denn eher wird das Gegenteil der Fall sein.

Zweitens wächst durch Zusammenlegung des Urmundrandes der embryonale Körper in die Länge, indem sich an den zuerst entstandenen Kopfteil die Halsregion, die Brustregion usw. sukzessive anschließen. Die Darstellung dieses wichtigen Vorganges wird verständlicher werden, wenn man an der Urmundlippe von dem Augenblick an, wo sich die Kopfregion angelegt hat, zwei verschiedene Abschnitte unterscheidet, den Abschnitt ur^1 und ur^2. Mit ur^1 bezeichne ich den Teil des Urmundes, der sich durch mediane Vereinigung seiner Ränder in der Urmundnaht geschlossen hat, mit ur^2 dagegen den Teil der Urmundlippe, der am hinteren Ende der Embryonalanlage rechtwinklig umbiegt und mit dem Rand der Keimscheibe zusammenfällt. Den letzteren kann ich daher auch kurzweg als *randständigen oder offenen Teil des Urmundes*, den ersteren als *seinen verwachsenen Teil* benennen. Die Längenzunahme der Embryonalanlage geht dann in der Weise vor sich, daß sich die verwachsene Urmundstrecke kontinuierlich auf Kosten des offenen (oder randständigen) Urmundteils vergrößert, indem linke und rechte Lippe nach der Medianebene zusammenrücken und verschmelzen.

Durch den allmählich von vorn nach hinten fortschreitenden Prozeß würde der offene oder randständige Teil der Urmundlippe bald aufgebraucht werden, wenn er nicht auch seinerseits den Verlust beständig wieder durch Zuwachs ersetzen würde. Der Ersatz geschieht dadurch, daß sich der Einfaltungsprozeß, der überhaupt die Urmundlippe ins Leben gerufen hat, am jeweiligen Keimhautrand langsam weiter fortsetzt, und daß dadurch immer *neue Strecken des Umwachsungsrandes in Urmundrand umgewandelt werden.*

Der Gastrulationsprozeß des Teleostiereies dehnt sich mithin über einen längeren Zeitraum der Entwicklung aus, als gewöhnlich beschrieben wird, und nimmt, während sich im vorderen Bereich der Embryonalanlage schon verschiedene Organe differenzieren, am Rand der Keimhaut (am offenen Teil des Urmundrandes) in der ursprünglichen Weise seinen Fortgang. *Er findet seinen Abschluß erst dadurch, daß sich die seitlichen Urmundlippen an ihrem hinteren Ende durch Ausbildung einer ventralen Lippe miteinander verbinden, wodurch erst ein in sich zum Ring geschlossener Einstülpungsrand hergestellt wird* (Fig. 261 *D*). Zu dieser Zeit ist auch die Umwachsung der Dotterkugel beendet, und

wird hierbei der letzte Rest des Umwachsungsrandes in das Schlußstück des Urmundes umgewandelt.

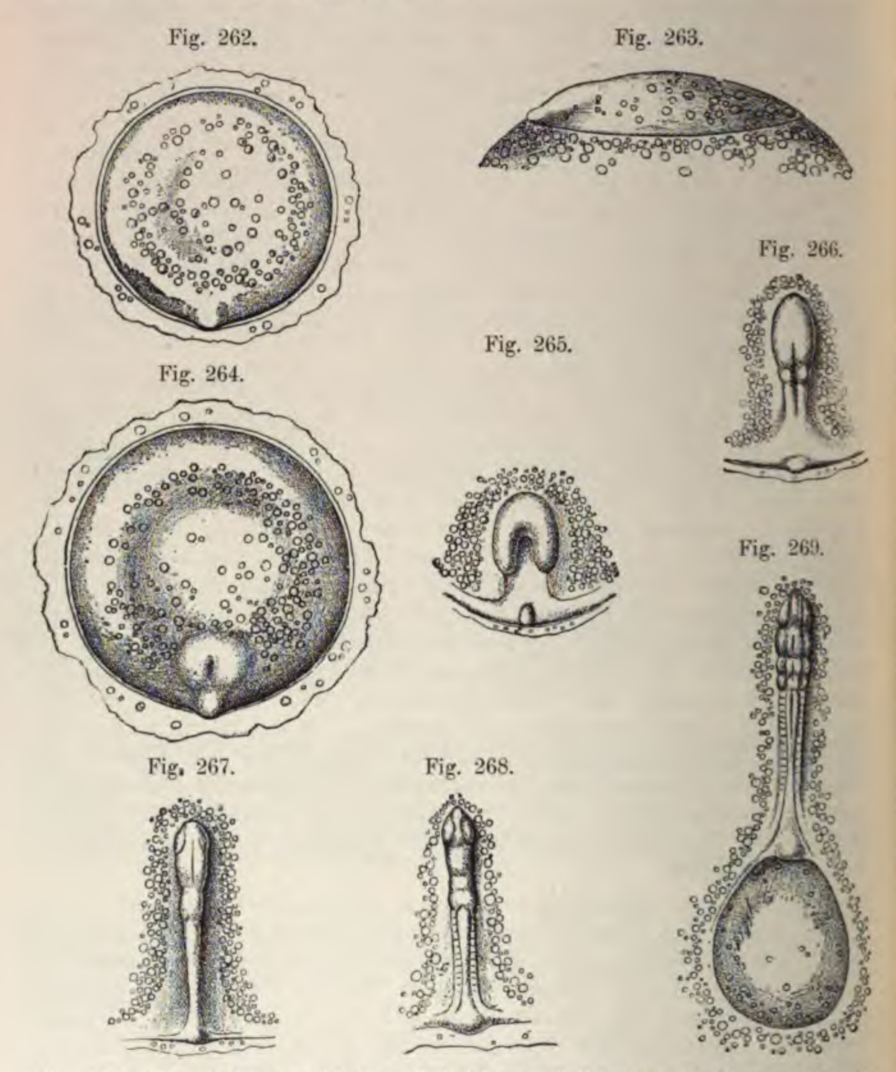


Fig. 262—269. **Acht verschiedene Entwicklungsstadien von der Keimscheibe der Forelle.** Nach KOPSCH.
Fig. 262. **Oberflächenansicht der Keimscheibe der Forelle auf Stadium I.**
Fig. 263. **Profilansicht der auf dem Dotter liegenden Keimscheibe von Stadium I.** Fig. 262.
Fig. 264. **Oberflächenansicht der Forellenkeimscheibe auf Stadium II.**
Fig. 265. **Oberflächenansicht vom Embryonalbezirk am hinteren Rand der Forellenkeimscheibe auf Stadium IV.**
Fig. 266. **Oberflächenbild vom Stadium VI des Forellenkeims.**
Fig. 267. **Oberflächenansicht vom Stadium VII des Forellenkeims.**
Fig. 268. **Oberflächenbild vom Stadium VIII des Forellenkeims.**
Fig. 269. **Oberflächenbild vom Stadium IX des Forellenkeims.**

In die Anfangsstadien der Forellenentwicklung geben acht von KOPSCH angefertigte, vortreffliche Oberflächenbilder (Fig. 262—269)

einen lehrreichen Einblick. Sie zeigen uns auch das für die Teleostier eigentümliche Verhältnis, daß schon sehr frühzeitig die Stelle des Keimhautrandes, an welcher sich das Zellenmaterial von links und rechts zusammenschiebt, eine kleine Verdickung bildet, die über die Oberfläche und nach hinten deutlich vorspringt. Sie wird als Knopf oder Randknospe bezeichnet und besteht aus kleinzelligem, in Wucherung begriffenem Material, das nach vorn sich in den embryonalen Körper differenziert und den so entstehenden Verlust immer wieder neu ergänzt. Die Ergänzung geschieht nach der oben entwickelten Ansicht dadurch, daß sich ihm Zellen vom Keimhautrand her von links und rechts anfügen.

Es ist also der einmal angelegte Knopf auf den jüngeren und älteren Stadien der Entwicklung nicht ein und dasselbe, sondern ein transitorisches Gebilde, nämlich die sich als Verdickung markierende Verwachsungsstelle, die sich einerseits nach vorn in die Achsenorgane des Embryos differenziert und ihr Längenwachstum vermittelt, andererseits aber von hinten sich immer wieder ergänzt durch Vereinigung des weiter rückwärts gelegenen Teiles der Urmundränder, bis schließlich der hinterste Rest des Urmundes in die Afteranlage übergeht.

Kopsch weist dem Knopf des Forellenkeims eine größere Selbstständigkeit als einem besonderen Wachstumszentrum zu, welches dem Längenwachstum des Embryos diene, doch nähert er sich ebenfalls unserer Auffassung durch die Bemerkung, daß der Knopf „unter Zuhilfenahme von Randring- bzw. Urmundmaterial“ seine Aufgabe als Wachstumszentrum erfülle.

Von den Teleostiern weichen die Selachier in ihrem Gastrulationsprozeß (Fig. 270 *A* u. *B*) in einem interessanten Punkte ab. Anfangs geht die Bildung des Embryos durch Verwachsung der Urmundränder auch bei den Selachiern in der für das Teleostierei genauer durchgeführten Weise vor sich. (Fig. 261 *A* u. *B* kann daher auch für die ersten Stadien der Selachierentwicklung dienen.) Dann aber wird eine Modifikation des Prozesses durch die beträchtliche Masse des Dotters notwendig. Es hat nämlich der Umwachsungsrand der Keimscheibe den Dotter noch nicht ganz einhüllen können zu der Zeit, wo schon der embryonale Körper nach hinten seinen Abschluß gefunden hat dadurch, daß sich die seitlichen Urmundlippen nach hinten unter Bildung einer ventralen Urmundlippe zum geschlossenen Ring vereinigen und eine Öffnung liefern, aus welcher der After wird. (Hierüber vgl. Kapitel XV.) Infolgedessen treten jetzt für die Selachier charakteristische Veränderungen ein, welche durch die Fig. 270 *A* und *B* schematisch wiedergegeben sind.

Fig. 270. **Schemata, um das Verhältnis von Urmundrand (*ur*) und Umwachsungsrand (*uw*) bei Selachier-Embryonen zu erklären.** Bezeichnungen wie in Fig. 261.

Umwachsungsrand (*A* uw^4) und Urmundrand (ur^2) trennen sich voneinander (*B* uw^5). Der Embryo löst sich vom Rand der Keimhaut ab; er verliert, wie man auch sagt, seine randständige Stellung an der Keimhaut. Hinter dem Embryo bildet der Umwachsungsrand einen in sich geschlossenen Ring (uw^5), innerhalb dessen der Dotter (*d*) noch

eine Zeitlang frei zutage liegt, bis er durch fortschreitende Verkleinerung des Ringes auch überwachsen ist. BALFOUR hat diesem Ring den Namen Dotterblastoporus beigelegt und in ihm einen Teil des Urmunds erblickt. Ob diese Deutung richtig ist, lasse ich dahingestellt. Die Entscheidung hängt davon ab, ob auch dieser Abschnitt des Keimhautrandes zuletzt noch Urmundcharakter angenommen hat, was ich aus den vorliegenden Darstellungen nicht ersehen kann. Sollte dies der Fall sein, so würde der hinter dem Embryo gelegene Rest des Urmunds, der bei den Teleostiern nur ein sehr kleines Loch darstellt und zum After wird, bei den Selachiern außerordentlich groß sein und sich durch eine von einem bestimmten Punkt eintretende Verwachsung seiner Ränder in zwei Öffnungen trennen, in eine kleinere, an den Embryo sich anschließende, die zum After wird und offen bleibt (Fig. 270 *B a*),

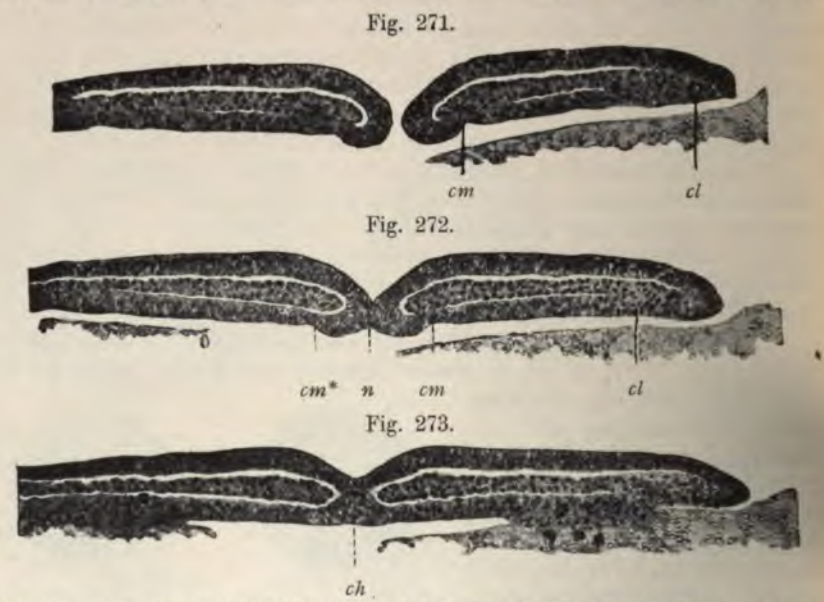


Fig. 271—273. **Querschnittserie durch das hintere Ende eines Embryos.** Photogr. d. anat.-biol. Inst. Nr. 10. Der Embryo steht in seiner Entwicklung zwischen Stadium *C* und *D* von BALFOUR. (Fig. 258 u. 274.) Nach HERTWIG.

Fig. 271. **Schnitt durch die Incisura neurenterica.**

Fig. 272. **Schnitt durch die Naht der Kaudallappen.**

Fig. 273. **Schnitt durch eine etwas weiter nach vorn gelegene Stelle der Naht.** *ch* Chorda; *n* Naht des Urmunds; *cl*, *cm* laterale und mediane Cölombucht.

und in eine größere, sich später schließende Öffnung, für welche der Name Dotterblastoporus dann ein passender wäre. Es ist aber auch die Eventualität im Auge zu behalten, daß bei den Selachiern ähnliche Verhältnisse wie bei den dotterreichen Eiern der Reptilien und Vögel vorliegen, mit denen wir uns sogleich beschäftigen werden. In diesem Falle wäre der Name „Dotterblastoporus" irreleitend und daher besser aufzugeben.

Querschnittserien durch das hintere Körperende von jüngeren und älteren Selachierembryonen liefern ebenso beweisende Bilder für das Zustandekommen einer Urmundnaht, wie Querschnitte durch Amphibienembryonen. Die Fig. 271—273 gehören einem Embryo an, der

sich auf dem in Fig. 274 abgebildeten Stadium befindet. Der hintere Urmundrand springt mit den beiden Kaudallappen, welche die tiefe Incisura neurenterica zwischen sich fassen, über den Dotter nach hinten frei hervor. Der Urmundrand ist daher im Querschnitt (Fig. 271) je zweimal getroffen, einmal median und einmal lateral, und mit ihm die peristomale Ursprungslinie des mittleren Keimblattes (*cm* + *cl*) mit der früher besprochenen Cölombucht. Etwas nach vorn von der Randkerbe (Incisura neurenterica) liefert der Querschnitt (Fig. 272) ein Bild, welches wohl kaum anders als aus einer eingetretenen Verschmelzung der beiden Kaudallappen zu erklären ist. In ihre Nahtstelle (*n*) schneiden noch von oben und unten Furchen ein, von denen sich die obere nach vorn in die Medullarfurche, die untere in die Chordarinne fortsetzt. Aus der peristomalen ist eine gastrale Cölombucht (*cm*) infolge der Verwachsung geworden; sie ist aber, da der Schnitt nicht genau quer zur Körperachse geführt ist, nur rechterseits (*cm*) zu sehen, während linkerseits (*cm**) schon eine Abtrennung des gastralen Mesoderms von seiner Ursprungslinie



Fig. 274. **Torpedoembryo auf dem Stadium** *D* von BALFOUR aus ZIEGLER.

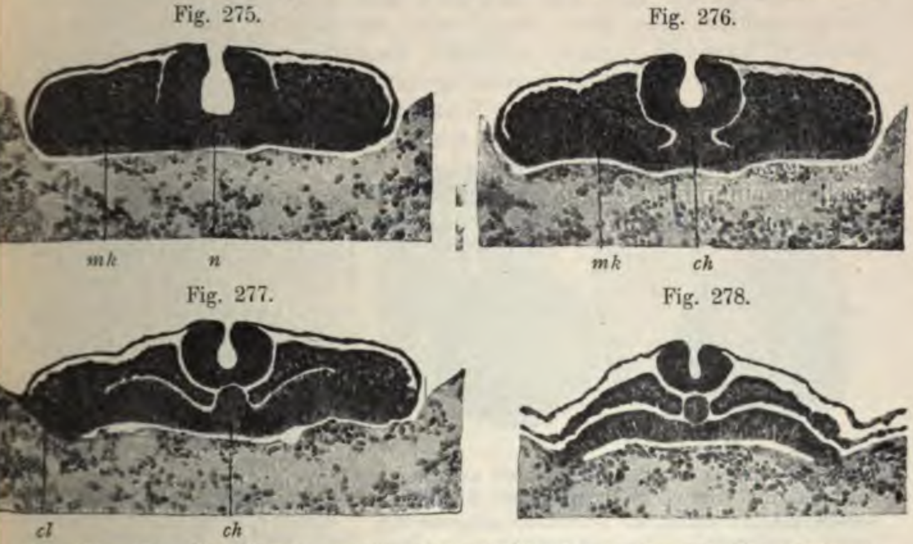


Fig. 275—278. **Vier Figuren aus einer Querschnittserie von einem Scyllium-Embryo, der in seiner Entwicklung zwischen Stadium** *D* u. *E* **sich befindet.** *mk* mittleres Keimblatt; *n* Naht beider Caudallappen; *ch* Chordaanlage; *cl* laterale Cölombucht. Photogr. des anat.-biol. Inst. Nr. 3. Nach O. HERTWIG.
Fig. 275. **Schnitt durch die Nahtstelle der beiden Kaudalfappen.**
Fig. 276. **Einige Schnitte weiter nach vorn.**
Fig. 277. **Schnitt durch die Abspaltung der Chorda- von der Medullaranlage.**
Fig. 278. **Trennung der Chorda vom Darmdrüsenblatt.**

erfolgt ist. Im dritten Querschnittsbild (Fig. 273) ist diese Loslösung auch rechterseits beendet. In der Nahtstelle beginnt sich das in der

Verlängerung der Nervenplatte gelegene Zellenmaterial schon von der Chordaanlage besser abzugrenzen. Noch ein paar Schritte weiter nach vorn ist die Abtrennung vollständig geworden.

Dieselbe Folge von Bildern liefert eine Querschnittserie (Fig. 275 bis 278) durch einen älteren Selachierembryo mit weit vorspringenden Medullarwülsten. Da diese sich bis nach hinten an das Ende der Kaudallappen ausgedehnt haben, kommt die Nahtstelle (Fig. 275 *n*) an den Boden der Medullarrinne zu liegen, kurz vor die Stelle, wo sie in die Incisura neurenterica einmündet. Da der Querschnitt noch durch das hintere Ende der Kaudallappen geht, wo das peristomale Mesoderm seinen Ursprung hat, ist hier das mittlere Keimblatt, der Boden der Medullarrinne und das Darmdrüsenblatt zu einer einzigen, kleinzelligen Masse (*mk*) verschmolzen. Bei Verfolgung der Schnittserie nach vorn (Fig. 276) sieht man sich die Sonderung der verschiedenen Anlagen aus der indifferenten Zellenmasse vollziehen. In Fig. 276 hat sich die Chordaanlage (*ch*) durch Spalten schon teilweise von Medullarrinne und mittlerem Keimblatt besser abgegrenzt; doch ist die Naht am Boden der Medullarrinne noch nicht gelöst. Erst in einem noch weiter nach vorn gelegenen Schnitt (Fig. 277) ist die in querer Richtung erfolgende Abspaltung eingetreten. Die Chordaanlage ist jetzt in das Darmdrüsenblatt eingeschaltet; einige Schnitte weiter nach vorn (Fig. 278) ist sie allseitig isoliert.

Dritte Gruppe. Reptilien und Vögel.

Obwohl die Eier der Reptilien und Vögel durch ihren großen Dotterreichtum den Eiern der Fische am meisten gleichen, bestehen dennoch zwischen beiden Gruppen fundamentale Verschiedenheiten im Verlaufe der uns jetzt beschäftigenden Bildungsprozesse. Während bei den Fischen der Rand der Keimhaut zum Urmundrand wird und der embryonale Körper sich in der oben beschriebenen, innigen Beziehung zum Keimhautrand entwickelt, an welchem er eine randständige Stellung einnimmt, erfolgt bei den Reptilien und Vögeln die Entwicklung von Urmund und Embryo ohne jeden Zusammenhang mit dem Rande der Keimscheibe. Der Embryo nimmt anstatt einer randständigen eine mittelständige Stellung in der Keimhaut ein.



Fig. 279. **Schemata, um das Verhältnis zwischen Urmund und Umwachsungsrand bei Reptilien und Vögeln zu erklären.** Bezeichnungen wie in Fig. 261. Nach Hertwig.

Der Rand der Keimhaut ist infolgedessen bei den Vertretern der dritten Gruppe zu allen Zeiten nur Umwachsungsrand (Fig. 279 uw^3, uw^4). Es spielen sich in seinem Bereiche nur Prozesse ab, welche darauf hinauslaufen, die ungeteilte Dottermasse mit einem zelligen Überzuge zu versehen. (Vgl. hierüber auch S. 247.) Der von manchen Autoren ihm gegebene Name Dotterblastoporus trifft nicht zu und muß verworfen werden. Der Urmund ist bei den Reptilien allein die Primitivplatte mit dem an ihrem vorderen Ende gelegenen Eingang in das Mesodermsäckchen, bei den Vögeln der Primitivstreifen mit der Primitivrinne; seine letzten Reste sind auf weiter vorgerückten Stadien der Canalis neurentericus und der After. Anstatt bei den

Fischen sind die Vergleichspunkte für die Urmundbildung der Reptilien und Vögel bei den Amphibien zu suchen.

In der Deutung der Primitivrinne stelle ich mich vollständig auf die Seite derjenigen Forscher, welche wie RAUBER, BALFOUR, HATSCHEK, KUPFFER, HOFFMANN, VAN BENEDEN, KEIBEL, RABL, DUVAL, RÜCKERT, BONNET usw. in ihr eine dem Urmunde der niederen Wirbeltiere gleichwertige, nur etwas modifizierte Bildung erblicken, und welche die Primitivfalten den seitlichen, nur dicht zusammengedrückten Lippen des Urmundes vergleichen.

Es lassen sich hierfür drei nicht unwichtige Gesichtspunkte geltend machen.

Erstens ist die Primitivrinne, auch wenn eine offene Kanalbildung fehlt, der einzige Ort in der ganzen Keimhaut, an welchem zu jeder Zeit, wie am Urmund der Amphibien, ein Zusammenhang aller Keimblätter vorhanden ist.

Zweitens entwickeln sich bei den höheren Wirbeltieren die einzelnen Hauptorgane des Körpers, wie Chorda, Nervenrohr, Körpersegmente, in derselben Weise vor der Primitivrinne, wie bei dem Amphioxus und den Amphibien vor dem Urmunde. Primitivrinne und Urmund nehmen stets das hintere Körperende ein.

Drittens kann man in der Öffnung, die als Canalis neurentericus am vorderen Ende der Primitivplatte und des Primitivstreifens auf einem früheren oder späteren Entwicklungsstadium bei Reptilien und Vögeln (Fig. 182, 185, 284) nachgewiesen worden ist, noch einen Hinweis darauf erblicken, daß hier von Anfang an eine offene Verbindung zwischen innerem und äußerem Keimblatt vorgelegen hat, daß diese Verbindung durch Verlötung der Urmundränder geschwunden ist, sich aber teilweise infolge begünstigender Wachstumsprozesse wieder herstellen kann. Zugleich vermittelt der Canalis neurentericus, wo er im Primitivstreifen wieder auftritt, in durchaus derselben Weise wie der Urmund des Amphioxus, der Amphibien und Selachier eine sehr charakteristische Verbindung zwischen dem hinteren Ende des Nerven- und des Darmrohrs.

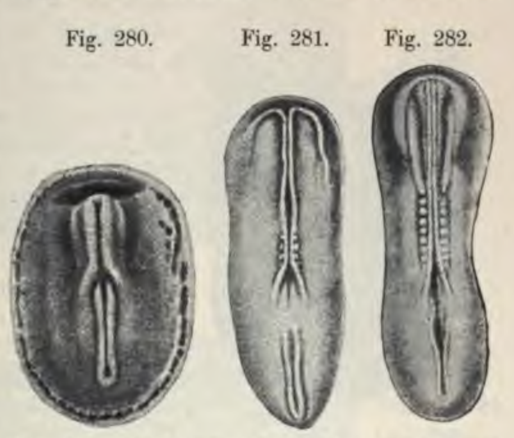


Fig. 280—282. **Drei verschieden alte Hühnerembryonen zur Veranschaulichung der Verhältnisse zwischen Primitivrinne und der vor ihr gelegenen Körperregion, in der die Anlage des Zentralnervensystems an Länge immer mehr zunimmt.** Nach KEIBEL und ABRAHAM.

Endlich sind noch die Beziehungen der Primitivrinne zur Bildung des embryonalen Körpers zu erörtern; es ist festzustellen, ob die für die erste und zweite Gruppe gewonnenen Gesichtspunkte auch hier durchführbar sind.

Wenn man an jüngeren und älteren Keimhäuten eines Reptils oder Vogels (Fig. 280—282) die Lage der Primitivrinne beachtet, so sieht man, daß sie sich beständig verändert. Anfangs findet sich die

Primitivrinne unmittelbar hinter der Stelle, wo die Medullarwülste zuerst auftreten und sich vorn durch den queren Hirnwulst untereinander verbinden (Fig. 195 *mf* u. *pf* u. 280). Sie liegt also ganz im Kopfbereiche der Embryonalanlage. Auf jedem folgenden Stadium ist der Abstand zwischen dem queren Hirnwulst und dem vorderen Ende der Primitiv-

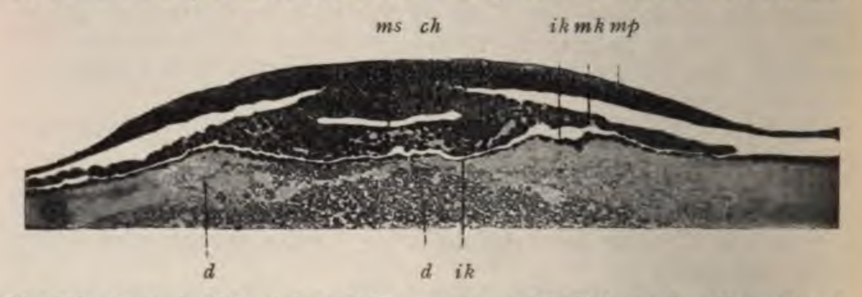


Fig. 283. **Querschnitt in einiger Entfernung (neun Schnitte) vor dem Urmund durch das Mesodermsäckchen der Natter in der Gegend der Urmundnaht.** *ik*, *mk* inneres, mittleres Keimblatt; *d* Dotter; *ch* Chordaanlage; *mp* Medullarplatte; *ms* Mesodermsäckchen.

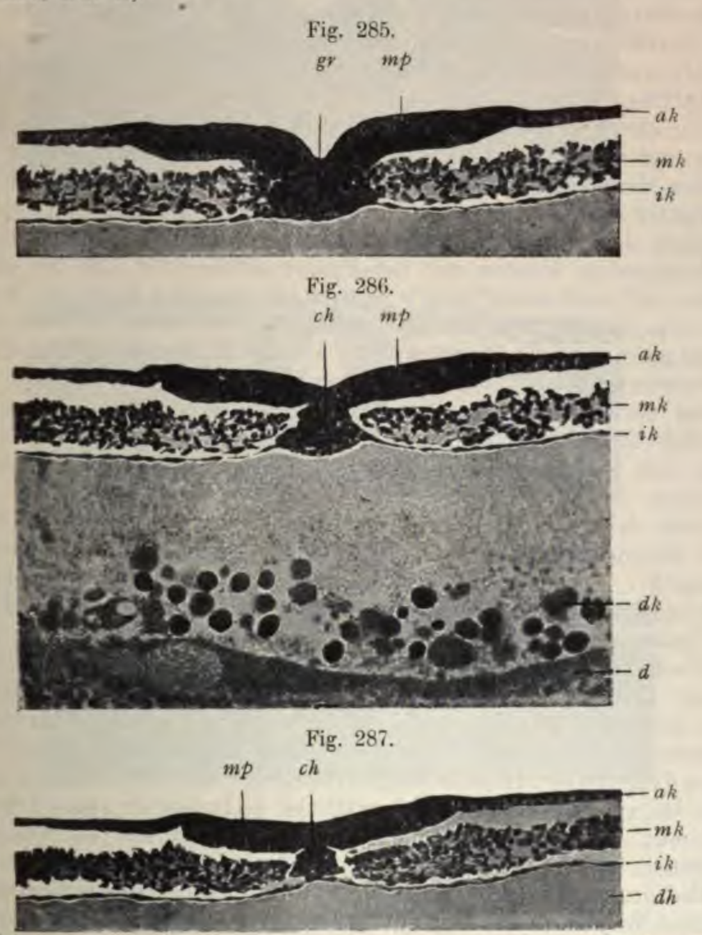
rinne ein immer größerer geworden (Fig. 281 u. 308 *pr*); und wenn man die schon ziemlich weit entwickelte Keimhaut eines Hühnerembryos (Fig. 282) betrachtet, auf der sieben Paar Rückensegmente und mehrere Hirnblasen zu sehen sind, so nimmt die Primitivrinne das hinterste Ende der Embryonalanlage ein und kommt schließlich in die Gegend zu liegen, wo Schwanz und After entstehen.

Die meisten Forscher, wie z. B. auch BALFOUR, suchten diese Verhältnisse durch die Annahme zu erklären, daß sich vor der Primitivrinne eine besondere Wachstumszone vorfinde, von welcher aus sich immer neue Teile an den zuerst gebildeten Kopfteil des Embryos von hinten her ansetzen und ihn dadurch von der Primitivrinne weiter abdrängen. Mit dieser Annahme, zu welcher der Beobachter wohl zunächst geführt wird, stimmen indessen die tatsächlichen Verhältnisse nicht überein; sie lehren vielmehr, daß die Zuwachszone sich nicht zwischen Vorderende und Urmund, sondern im Bereiche des Urmunds selbst befindet. Die Verhältnisse liegen bei den Reptilien und Vögeln genau so wie bei den Amphibien.

Fig. 284. **Keimhaut eines Gänseembryos mit 23 Rückensegmenten, von der Bauchseite gesehen.** Nach GASSER. *ch* Chorda; *cn* Canalis neurentericus; *pr*[1] vorderer dickerer, *pr*[2] hinterer dünnerer Teil des Primitivstreifens.

Auch bei den Reptilien läßt sich vor dem Prostoma ein Nahtstreifen nachweisen, so z. B. in der auf S. 214 besprochenen Querschnittserie von der Natter. Man sieht am oberen Ende der Primitivplatte sich die Urmundränder erheben (Fig. 187) und in den weiter nach vorn gelegenen Schnitten näher zusammenrücken, bis sie sich treffen und verschmelzen. Der Nahtstreifen (Fig. 283), in welchem Ektoderm und dorsale Wand des Mesodermsäckchens zusammenhängen, ist in dem

untersuchten Falle sogar erheblich länger als bei den Amphibien, er durch neun Querschnitte der Serie hindurchgeht. Dann findet Abspaltung des Ektoderms von der Chordaanlage statt (Fig. 188). liche Bilder kehren auf älteren Entwicklungsstadien wieder und en sich wie bei der Natter auch bei anderen Reptilienarten. (Man leiche die Durchschnitte durch die Nahtstellen jüngerer und älterer mhäute der Eidechsen im Handbuche der vergleichenden Entwick- slehre, Bd. I.)



285—287. **Drei Querschnitte aus einer Serie einer Keimhaut eines Hühnerembryos sich schließendem Nervenrohr nach 40 Stunden Bebrütung.** Photogr. 47[7] des anat.-biol. Instituts. Nach O. HERTWIG.

Fig. 285. **Querschnitt durch die Primitivgrube.**
Fig. 286. **Querschnitt etwas vor der Primitivgrube.**
Fig. 287. **Querschnitt noch etwas weiter nach vorn.**

Primitivgrube; *ch* Chordaanlage; *mp* Medullarplatte; *ak*, *ik*, *mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt; *dh* Darmhöhle; *d* Dotter; *dk* Dotterkügelchen.

Schwieriger ist eine Urmundnaht bei den Vögeln nachzuweisen; findet sich vor der Primitivgrube, welche dem Eingange (Prostoma) das Mesodermsäckchen der Reptilien entspricht, also in dem HENSEN- en Knoten und in dem Anfang des Kopffortsatzes. Der HENSENsche

Knoten, der nach vorn in den Kopffortsatz übergeht, entsteht, wie
aus den früher beschriebenen Querschnittserien schließen läßt, d
Verschmelzung der die Primitivgrube einfassenden Falten; so ko
ein dicker Knoten von Zellen zustande (Fig. 199), in dem alle K
blätter verschmolzen sind und aus dem sich nach vorn durch
Abspaltung in der Naht das äußere Keimblatt und die Chordaan
der hauptsächlichste Bestandteil des Kopffortsatzes, voneinander tre
(Fig. 200). Auf späteren Stadien bricht bei vielen Vogelarten, beso
bei Wasservögeln, die am Knoten gelegene Primitivgrube in den D
raum durch. Es entsteht, wie bei anderen Wirbeltieren, ein Ca
neurentericus, der von GASSER zuerst bei den Vögeln entdeckt wo
ist (Fig. 284 *cn*).

Zu dieser Zeit hat sich die Medullarplatte (*mp*), wie dies ja
in den anderen besprochenen Wirbeltierklassen der Fall ist, bis in
vorderen Bereich des Primitivstreifens (*gr*) ausgebildet (Fig. 285—
noch später erheben sich auch in dieser Gegend die Medullarwülste
vereinigen sich zum Nervenrohr (Fig. 288—291); infolgedessen kom
der HENSENsche Knoten mit der Primitivgrube (Fig. 288 *pr*) oder
dem ihr entsprechenden Canalis neurentericus an das Ende der Med
rinne resp. des Nervenrohrs zu liegen. Man erhält auf so vorgerüc
Stadien ganz ähnliche Bilder von der Urmundnaht, wie sie von Haif
und Froschembryonen beschrieben wurden. Weil das indifferente Ze
material der Urmundnaht sich rascher in die einzelnen Achsenor
(Fig. 285—287, 288—290) sondert, sieht man Rückenmark und Ch
anlage (*ch*) an ihren Berührungspunkten direkt untereinander
schmolzen.

Sehr lehrreich sind in dieser Beziehung zwei Querschnitts
durch Hühnerembryonen mit sich schließendem und geschlosse
Nervenrohr. Im ersten Falle (Fig. 285—287) ist im vorderen Ber
des Primitivstreifens zwar schon die Medullarplatte entwickelt,
noch flach ausgebreitet. Sie ist auf einem Schnitte durch die Ge
der Primitivgrube (Fig. 285 *gr*), die sich als eine trichterförmige
senkung bemerkbar macht, mit den zwei anderen Keimblätter
einem gemeinsamen Zellenstreifen verschmolzen. Ein paar Sch
vor dieser Gegend (Fig. 286) ist der Befund ähnlich wie bei dem Fr
embryo (Fig. 247). In dem Nahtstreifen hat die Sonderung in die
zelnen Organe begonnen. Die mittleren Keimblätter (*mk*) haben
abgetrennt. Ein Teil des Zellenmaterials beginnt sich als Chorda
abzugrenzen. Diese hängt aber noch längs ihrer dorsalen Fläche
der Medullarplatte (*mp*) unter der Rückenrinne zusammen und
ventralwärts noch in das Darmdrüsenblatt (*ik*) eingeschaltet. In Fig.
vollzieht sich dorsal- und ventralwärts die Abspaltung der Chorda
ist aber noch nicht ganz vollendet.

Ähnliche Befunde liefert die zweite Serie (Fig. 288—291).
untere Hälfte des Nervenrohrs, dessen Wülste sich zum Verschluß
sammengelegt haben (Fig. 288), verliert sich ohne Abgrenzung in e
Zellstreifen, in welchem alle Keimblätter zur Urmundnaht (*pr*)
bunden sind. Auf einigen Schnitten weiter nach vorn (Fig. 289) hat
das mittlere Keimblatt (*mk*) beiderseits abgetrennt. Die Naht bes
nur noch zwischen dem Boden des Nervenrohrs, der Chordaanlage
und dem Darmdrüsenblatt. In Fig. 290 ist die Chorda (*ch*) besser
grenzt und vom Darmdrüsenblatt abgespalten, aber mit dem Nerv
rohr noch in Zusammenhang, an dessen Boden sie wie ein Keil

pringt. Erst mehrere Schnitte weiter nach vorn (Fig. 291) ist auch ier die Abspaltung erfolgt. Im Vergleich zu den Elasmobranchiern, mphibien, Reptilien und Säugetieren liegt bei den Vögeln im zeitlichen

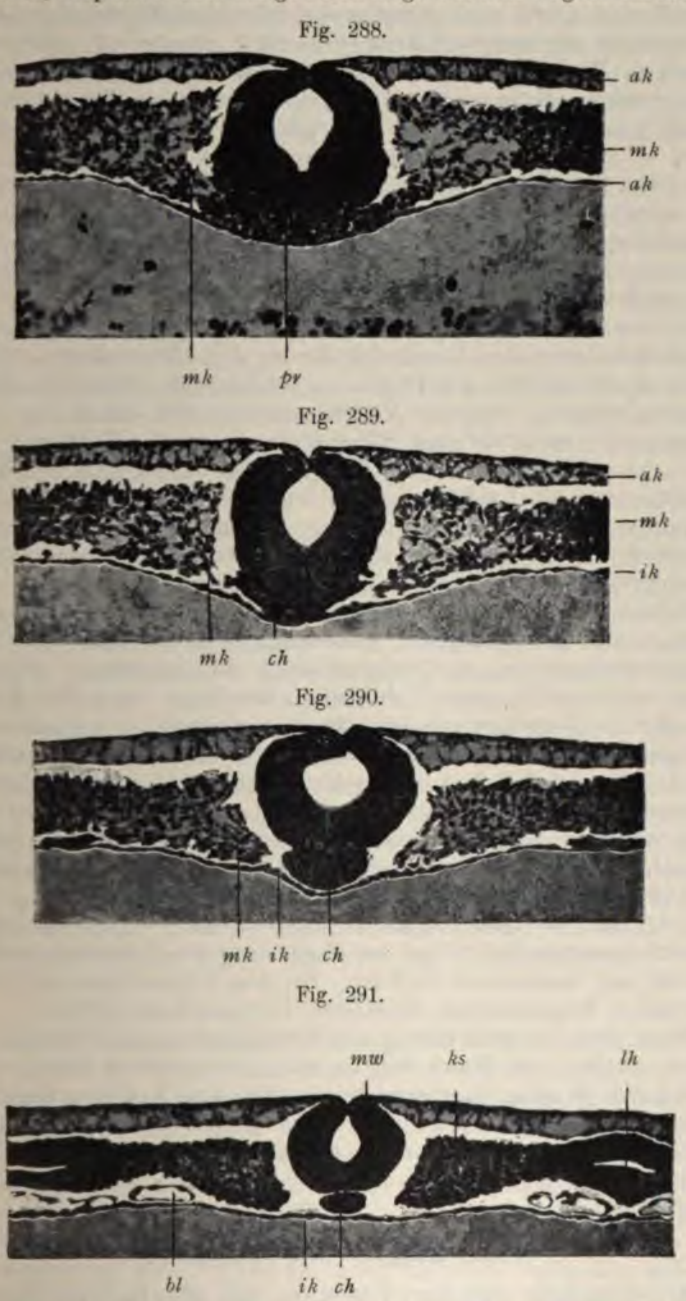


Fig. 288—291. **Vier Querschnitte aus einer Serie eines Hühnerembryos mit geschlossenem Nervenrohr und Augenblasen nach 48stündiger Bebrütung.** Photogr. 49[II] des anat.-biol. Inst. *pr* Primitivstreifen; *ak*, *ik*, *mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt; *ch* Chordaanlage; *bl* Blutgefäße; *mw* Medullarwülste; *ks* Rückensegmente; *lh* Leibeshöhle. Nach O. HERTWIG.

Ablauf der einzelnen Abspaltungen eine interessante Variante v
Bei jenen bleibt die Chordaanlage am längsten in das Darmdrüse
blatt, bei diesen in den Boden des Nervenrohrs eingeschaltet; d
spaltet sie sich zuerst vom Nervenrohr, hier vom Darmdrüsenblatt a

Derartige Befunde erklären sich nach unserer Ansicht wie b
den übrigen Wirbeltieren in der einfachsten Weise dadurch, daß d
Primitivstreifen sich in seinem vorderen Abschnitt in die Achsenorga
des Embryos umwandelt und infolgedessen vorn an Länge verlie
während er an seinem entgegengesetzten Ende nach rückwärts weit
wächst. Der zuerst aus dem Primitivstreifen sich sondernde Achsent
ist der Kopffortsatz. Da nun aus den schon früher erörterten Gründ
der Primitivstreifen mit seiner Rinne dem Urmunde der niederen Wirb
tiere entspricht, so läßt sich der Umwandlungsprozeß auch folgend
maßen ausdrücken.

Von vorn nach hinten vollzieht sich während der Entwicklu
eine Verschmelzung der Urmundränder in der Urmundnaht. Bei d
Reptilien geschieht dies am Prostoma, wodurch das Mesodermsäckch
an Länge zunimmt. Bei den Vögeln markiert sich die Stelle, wo si
die Naht gerade ausbildet (auf früheren Stadien etwas deutlicher, spät
weniger), als der Primitivknoten. Hinter ihm findet sich bei manch
Vogelarten noch ein bald ganz, bald teilweise durchgängiger Abschn
des Urmundes als Canalis neurentericus oder als Primitivgrube, währe
noch weiter nach hinten die Ränder der Darmfalten zum Primiti
streifen verklebt sind. Nach vorn vom Primitivknoten sondert sich d
Nahtstelle von vorn nach hinten fortschreitend durch Abspaltung
prozesse in die Achsenorgane; es trennen sich die äußeren von d
inneren Faltenblättern der verwachsenen Urmundränder durch ei
Spaltung rechtwinklig zur Nahtebene; hierdurch wird die Medull
platte oder die Medullarrinne oder das Medullarrohr, je nachdem es si
um jüngere oder ältere Embryonen handelt, von der Chordaanlage a
getrennt. Gewöhnlich hat sich schon vorher das mittlere Keimbl
von seiner Ursprungslinie am Urmundrand abgelöst und sich hierdur
von der Chordaanlage und dem Darmdrüsenblatt gesondert; auch
noch währenddem die Trennung der Chorda vom Darmdrüsenbl
erfolgt, in welches sie während eines längeren Zeitraumes eingeschal
ist, sei es, daß sie vom Entoderm unterwachsen wird, oder daß si
von ihr die unterste Zellenlage zur Ergänzung des Darmrohrs abspalt
wie es bei den Anuren der Fall ist. Bei den Vögeln läßt sich zwisch
diesen beiden Möglichkeiten kaum eine Entscheidung treffen.

Wenn diese Ansicht richtig ist, dann folgt daraus, daß das Zell
material, welches die Wand des Canalis neurentericus bildet, auf d
verschiedenen Stadien ein verschiedenes ist, und daß der Kanal sel
seine Lage fortwährend von vorn nach hinten verändert. Währe
er sich nach vorn schließt, muß sich nach hinten eine neue Strecke
Primitivstreifen öffnen.

Vierte Gruppe. Die Säugetiere.

Mit Rücksicht auf den Umstand, daß die Eier der Säugeti
dotterarm geworden sind (vgl. S. 188) und sich dadurch wesentli
von denen der Sauropsiden unterscheiden, scheint es geboten, sie au
im Kapitel über die Urmundtheorie gesondert als Vertreter eines viert
Typus zu besprechen. Doch kann diese Besprechung sehr kurz a

fallen, da, abgesehen von den Verhältnissen des Dotters, die Entwicklung der mittleren Keimblätter, die Bildung des HENSENschen Knotens, des Primitivstreifens, seines Kopffortsatzes, die Beziehungen dieser Gebilde zum Kopfteil der Embryonalanlage im wesentlichen dieselben sind wie bei den Vögeln. Wenn daher bei diesen der Primitivstreifen dem Urmund entspricht, so muß er auch bei den Säugetieren als solcher gedeutet werden, und es weisen auch bei ihnen viele Anzeichen darauf hin, daß er bei der Entstehung der Achsenorgane dieselbe Rolle wie bei den Vögeln spielt.

Schon LIEBERKÜHN und BONNET haben auf Grund von Messungen die Ansicht ausgesprochen, daß sich der Primitivstreifen an seinem vorderen Ende in den Kopffortsatz umwandelt. Besonders eingehend hat KEIBEL die Frage neuerdings geprüft und hat, um die Orte des intensivsten Wachstums zu bestimmen, Zählungen der Kernteilungsfiguren in zahlreichen Schnittserien vorgenommen mit dem Ergebnis, daß Mitosen sich reichlich im Primitivstreifen, nur spärlich im Kopffortsatz vorfinden, welchem daher auch kein erhebliches Eigenwachstum zukommen kann. Nach Erörterung verschiedener Möglichkeiten gelangt KEIBEL zu demselben Ergebnis, wie es in der Urmundtheorie formuliert ist. Ich lasse seine eigenen Worte folgen:

„Der Kopffortsatz muß auf Kosten des Primitivstreifens gewachsen sein. Dies Wachstum müssen wir uns so vorstellen, daß immer der vorderste Teil des Primitivstreifens sich in den Kopffortsatz umbildet und damit das vordere Ende des Primitivstreifens zurückweicht."

„Ist nun aber die eben vertretene Bildungsweise des Kopffortsatzes, resp. der Chordaanlage richtig, und ich glaube, man wird daran nach dem vorgebrachten Beweismaterial kaum zweifeln dürfen, so ergibt sich daraus unmittelbar, daß in frühen Stadien der Primitivstreifen bis an das vordere Ende der Chorda und somit bis an das vordere Ende des Embryos überhaupt reicht. Es hat somit das Material für den Kopfteil des Embryos seinerzeit im Primitivstreifen und zu beiden Seiten desselben gelegen. Im Moment, wo die Aftermembran deutlich geworden ist, kann man in seinen Schlüssen noch weiter gehen. Wir können dann feststellen, daß das Material für den ganzen Embryo sich seinerzeit im Bereich des Primitivstreifens befunden hat. Mit anderen Worten: der Primitivstreifen durchsetzt einmal den Embryo in ganzer Ausdehnung."

Unsere Untersuchungen, die sich auf alle Klassen der Wirbeltiere erstrecken, führen uns zu folgender Gesamtauffassung von der Rolle, welche der Urmund in der Entwicklung der Wirbeltiere spielt:

Was man auf den einzelnen Stadien als Urmund bezeichnet, ist nicht ein und dasselbe unverändert gebliebene Organ, es sind nur verschiedene Strecken eines sich durch Wachstum am hinteren Ende in demselben Maße ergänzenden und erneuernden Organes, als es nach vorn durch Verwachsung und Organdifferenzierung aufgebraucht wird.

Die einzelnen Entwicklungsstadien eines Wirbeltierkeimes zeigen uns immer nur einen kleinen, dem jeweiligen Stadium entsprechenden Abschnitt des Urmundes geöffnet. Wollen wir uns eine Vorstellung von seiner Gesamtausdehnung verschaffen, so müssen wir uns alle die Stellen,

wo vom Beginn der ersten Einstülpung an eine Verschmelzung der Urmundränder stattgefunden hat, geöffnet denken. Ist dies geschehen, dann dehnt sich der Urmund vom vorderen Ende der Anlage des Nervensystems und der Chorda dorsalis bis zum After, also durch die ganze spätere Rückengegend des Embryos, in ganzer Länge aus.

Selbstverständlicherweise ist mit diesen ontogenetischen Verhältnissen nicht etwa die Vorstellung zu verbinden, als ob in der Phylogenese eine Ahnenform mit einem derartig ausgedehnten Urmund bestanden habe, wenn auch bei Amphibien, Fischen usw. ausgedehnte Urmundspalten als Mißbildungen gelegentlich vorkommen. Die Sachlage ist eine ähnliche, wie bei den später zu besprechenden Lippen-Kiefer-Gaumenspalten. Sie finden auf der einen Seite ihre Erklärung als Hemmungsmißbildungen aus embryonalen Vorgängen, aus der Bildung der Lippen, Kiefer- und Gaumenregion, durch eine Verwachsung von paarigen Fortsätzen, die in der Medianebene mit ihren Rändern zusammenstoßen und verwachsen. Auf der anderen Seite sind sie auch geeignet, den embryonalen Prozeß der Gaumenbildung an ihnen zu besprechen und verständlicher zu machen. Aber verfehlt würde es sein, aus ihnen auf eine Vorfahrenform zu schließen, bei denen der pathologische Befund als ein Normalstadium hätte bestehen können.

Wenn ich dies vorausschicke, werde ich kein Mißverständnis hervorrufen durch die Bemerkung, daß ein ausgedehnter spaltförmiger Urmund, der zugleich auch noch von einem Nervenring eingeschlossen ist, uns in dem Tierreich bei den Anthozoen entgegentritt. Auch findet er sich auf frühen Entwicklungsstadien vieler Wirbellosen, bei Anneliden, bei Peripatus und Arthropoden, bei welchen er ebenfalls vom Zentralnervensystem ringartig umgeben wird. Bei Peripatus nimmt der Urmund die ganze Länge des Rückens ein und ist noch zu einer Zeit geöffnet, wo schon an seinen Rändern zu beiden Seiten des Spaltes eine Anzahl von Ursegmenten entstanden ist.

Wenn am Eingang zu dem als „Urmundtheorie“ betitelten Kapitel der Satz ausgesprochen wurde: der Urmund sei ein Organ, welches in der Entwicklung der Wirbeltiere eine außerordentlich wichtige Rolle spielt, da in seiner unmittelbaren Umgebung viele Prozesse ablaufen, welche für die ganze Gestaltung des Wirbeltierkörpers grundlegend sind, so bedarf dies nach den gegebenen Darlegungen jetzt wohl keiner Rechtfertigung mehr; wohl aber ist noch hervorzuheben, daß in dem vorliegenden Abschnitt die Rolle, welche der Urmund bei der Organogenese spielt, noch nicht in allen Beziehungen erschöpft ist. Auf einige derselben wird noch in einem späteren Kapitel, welches von der Entstehung von Schwanz und After handelt, ausführlicher eingegangen werden.

Betreffs der Geschichte der Konkreszenz- und Urmundtheorie sei auf meine Abhandlung: Urmund und Spina bifida, verwiesen.

ACHTES KAPITEL.

Geschichte der Blättertheorie.

Die fundamentalen Tatsachen vom blattförmigen Bau des Wirbeltierkörpers, welche in den zwei letzten Kapiteln behandelt worden sind, faßt man als die Lehre von den Keimblättern oder als die Blättertheorie zusammen. Da diese Theorie für das Verständnis der tierischen Formentwicklung von der weittragendsten Bedeutung ist und der Zellentheorie als ebenbürtig zur Seite gestellt werden kann, so gehe ich auf ihre Geschichte in einem besonderen Kapitel ein.

Die allerfrüheste Begründung der Blättertheorie ist an die berühmtesten Namen auf dem Gebiete der Entwicklungsgeschichte geknüpft, an CASPAR FRIEDRICH WOLFF, PANDER, CARL ERNST VON BAER.

CASPAR FRIEDRICH WOLFF, der Entdecker der Metamorphose der Pflanze, welcher schon vor GOETHE klar und deutlich ausgesprochen hatte, daß die verschiedenen Organe der Pflanze, wie die einzelnen Blütenteile, sich durch verschiedenartige Umbildung blattartiger Anlagen entwickelt haben, war auch der Begründer der Metamorphose der Tiere, für die er ein ähnliches Entwicklungsgesetz nachzuweisen versuchte.

Er zeigte in seiner grundlegenden Untersuchung über die Bildung des Darmkanales beim Hühnerembryo, daß der Darmkanal im Ei anfänglich als ein blattförmiges Gebilde angelegt wird, daß dieses sich darauf zu einer Halbrinne einkrümmt und endlich zu einem Rohr umgestaltet.

Er vermutete, daß in ähnlicher Weise die übrigen Organsysteme entstehen möchten, und knüpfte an die Entwicklung des Darmkanales den bedeutsamen Ausspruch: „Es scheint, als würden zu verschiedenen Zeiten und mehrere Male hintereinander nach ein- und demselben Typus verschiedene Systeme, aus welchen dann ein ganzes Tier wird, gebildet, und als wären diese darum einander ähnlich, wenn sie gleich ihrem Wesen nach verschieden sind. Das System, welches zuerst erzeugt wird, zuerst eine bestimmte, eigentümliche Gestalt annimmt, ist das Nervensystem. Ist dieses vollendet, so bildet sich die Fleischmasse, welche eigentlich den Embryo ausmacht, nach demselben Typus; darauf erscheint ein drittes, das Gefäßsystem, das gewiß .... den ersteren nicht so unähnlich ist, daß nicht die allen Systemen als gemeinsam zukommend beschriebene Form in ihm leicht erkannt würde. Auf dieses folgt das vierte, der Darmkanal, der wieder nach demselben Typus gebildet wird und als ein vollendetes, in sich abgeschlossenes Ganze den drei ersten ähnlich erscheint."

WOLFFS in lateinischer Sprache abgefaßte Schrift machte auf seine Zeitgenossen keinen Eindruck; sie mußte der Vergessenheit wieder entrissen werden durch MECKEL, welcher im Jahre 1812 eine deutsche

Übersetzung von ihr veröffentlichte. Auf diese Weise ist wahrscheinlich PANDER auf WOLFF aufmerksam geworden. Er hat die dort noch im Keime enthaltene Lehre unter der Anregung und Leitung seines berühmten Lehrers DÖLLINGER weiter ausgebildet.

In der im Jahre 1817 veröffentlichten Schrift (Beiträge zur Entwicklung des Hühnchens im Ei) unterschied PANDER bereits an der Keimhaut in der 12. Stunde der Bebrütung zwei dünne, voneinander trennbare Lamellen als das seröse Blatt und als das Schleimblatt und ließ später zwischen ihnen eine dritte Schicht, das Gefäßblatt, sich entwickeln. „Was immer Merkwürdiges in der Folge sich zutragen mag", bemerkt er, „so ist es nie für etwas anderes als eine Metamorphose der mit unerschöpflicher Fülle des Bildungstriebes begabten Keimhaut und ihrer Blätter anzusehen." Wenige Jahre später erhielt die Blättertheorie für längere Zeit einen vorläufigen Abschluß durch CARL ERNST VON BAER, der, gleichfalls ein Schüler DÖLLINGERS, in Würzburg die Untersuchungen seines Jugendfreundes PANDER hatte entstehen sehen. In mehrjährigen, angestrengten Studien verfolgte BAER mit einer bewunderungswürdigen Genauigkeit die Entstehung der Keimblätter und ihre Umbildung in die einzelnen Organe des fertigen Körpers, hauptsächlich beim Hühnchen, aber auch bei einigen anderen Wirbeltieren, und legte seine Untersuchungen nieder in dem an Beobachtungen und allgemeinen Gesichtspunkten gleich unübertrefflichen, klassischen Werke: „Über Entwicklungsgeschichte der Tiere, Beobachtung und Reflexion."

Von PANDER weicht BAER darin ab, daß er von den beiden primären Keimblättern, welche er als animales und vegetatives unterscheidet, sich ein jedes später in zwei Schichten spalten läßt. Das animale Keimblatt teilt sich in Hautschicht und in Fleischschicht, das vegetative desgleichen in Schleimschicht und in Gefäßschicht, so daß jetzt vier sekundäre Keimblätter entstanden sind. Aus den Keimblättern entwickeln sich die einzelnen Organe durch morphologische und durch histologische Sonderung.

Ein weiterer Fortschritt über BAER hinaus konnte erst erzielt werden, als mit der Begründung der Zellentheorie ganz neue Gesichtspunkte in die Morphologie eingeführt und zugleich die Untersuchungsmethoden, mit besserer Ausbildung des Mikroskopes, verfeinert wurden. Es ist ein Hauptverdienst von REMAK und KÖLLIKER nach dieser Richtung hin die Blättertheorie gefördert zu haben.

Namentlich hat REMAK in seinen ausgezeichneten Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere mit Erfolg die sehr wichtige Frage in Angriff genommen, wie sich die anfangs gleichartigen Zellen der Keimblätter zu den Geweben der fertigen Organe verhalten, und hat gezeigt, daß aus dem untersten der vier Keimblätter nur die Epithel- und Drüsenzellen des Darmes und seiner Anhangsorgane, sowie aus dem obersten Blatt die Epithelzellen der Epidermis und der Sinnesorgane und das Nervengewebe hervorgehen, während die beiden mittleren Blätter die Stützsubstanzen und das Blut, das Muskelgewebe, die Harn- und die Geschlechtsorgane liefern.

Hinsichtlich der Entstehungsweise der vier sekundären Keimblätter weicht REMAK von BAER ab. Aus den beiden primären Blättern läßt er zunächst ein drittes, das mittlere Keimblatt, hervorgehen, und zwar leitet er dasselbe einzig und allein durch Abspaltung vom unteren Keimblatt ab. Die drei Schichten bezeichnet er als das obere oder sen-

sorielle, als das mittlere oder motorisch-germinative und als das untere oder trophische Keimblatt. Erst dadurch, daß später das Mittelblatt sich wenigstens in seinen seitlichen Abschnitten (Seitenplatten) abermals in Hautfaserblatt und Darmfaserblatt spaltet, wodurch die Brust- und die Leibeshöhle entstehen, kommen die vier sekundären Keimblätter BAERS zustande.

In seinen Angaben nähert sich REMAK dem wahren Sachverhalt, wie er in den früheren Kapiteln dargestellt wurde, mehr als CARL ERNST VON BAER; doch irrten beide in gleicher Weise darin, daß sie die Bildung der Keimblätter immer als einen Sonderungs- und Spaltungsprozeß auffaßten. Das ist auch die Klippe, an welcher die Untersuchungen der zahlreichen Forscher, welche sich in den nächsten Dezennien nach REMAK mit der wichtigen Frage nach der Entstehung der Keimblätter beschäftigt haben, gescheitert sind. Für die höheren Wirbeltiere, welche meist als Untersuchungsobjekte gedient haben, war diese Frage schwierig zu entscheiden, wie denn die widersprechendsten Ansichten darüber laut wurden, ob das mittlere Blatt sich nur aus dem unteren (REMAK) oder nur aus dem oberen oder aus beiden zugleich entwickele.

Licht konnte hier nur verbreitet werden durch Aufstellung neuer, allgemeiner Gesichtspunkte. Dieselben wurden durch die vergleichende Methode und durch das Studium niederer Wirbeltiere und der Wirbellosen gewonnen.

Zwei fundamentale Prozesse waren dem Verständnis näher zu bringen:

1. Wie entwickeln sich die beiden primären Keimblätter?

2. Wie entwickeln sich die beiden mittleren Keimblätter?

Die eine Frage ist in der Gastraeatheorie, die zweite in der Cölomtheorie auf dem Wege der vergleichend-entwicklungsgeschichtlichen Methode der Beantwortung näher gebracht worden.

Um die Lösung der ersten Aufgabe, welche am frühesten gelang, haben sich namentlich HUXLEY und KOWALEVSKY, HAECKEL und RAY LANKESTER hohe Verdienste erworben. Sie zeigten teils durch anatomische, teils durch entwicklungsgeschichtliche Studien, daß, mit Ausnahme der Protozoen, der Körper aller wirbellosen Tiere aus Blättern aufgebaut ist, die sich den primären Keimblättern der Wirbeltiere vergleichen lassen.

Der geistvolle englische Zoologe HUXLEY unterschied schon im Jahre 1849 bei den Medusen zwei Membranen, ein Außen- und ein Innenblatt, aus denen allein sich ihr Körper aufbaut, und sprach hierbei den glücklichen Gedanken aus, daß sie nach ihren physiologischen Leistungen dem serösen Blatt und dem Schleimblatt BAERS gleichwertig seien. Für die Schichten der Cölenteraten führte bald darauf (1853) ALLMAN die jetzt so viel gebrauchten Namen Ektoderm und Entoderm ein, deren man sich später auch zur Bezeichnung der embryonalen Blätter bedient hat.

In noch höherem Grade wurde die Blättertheorie durch den russischen Zoologen KOWALEVSKY gefördert, der in zahlreichen vorzüglichen Detailuntersuchungen uns mit einer Fülle wichtiger Tatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Würmer, Cölenteraten, Mollusken, Brachiopoden, Tunicaten, Arthropoden bekannt gemacht hat. Er führte den Nachweis, daß bei allen Wirbellosen, die er untersucht hatte, am An-

fang der Entwicklung sich zwei Keimblätter bilden, daß fast überall, wenn sich der Furchungsprozeß abgespielt hat, eine Keimblase entsteht, und daß diese sich, indem ein Teil der Wand in das Innere eingestülpt wird, in einen Doppelbecher umwandelt, dessen von zwei Keimblättern umgrenzter Hohlraum durch eine Öffnung nach außen kommuniziert. Es gelang ihm, die sehr wichtige Becherlarve in vielen Tierstämmen nachzuweisen.

Bei dieser Gelegenheit sei auch der Verdienste einiger anderer Embryologen gedacht, welche die Becherlarve und ihre Entstehung durch Einstülpung noch früher in einzelnen Fällen beobachtet haben. Rusconi und Remak haben die Becherlarven von Amphibien, Gegenbaur von den Sagitten oder Pfeilwürmern, Max Schultze von Petromyzon beschrieben.

Während Kowalevsky durch seine Untersuchungsreihen das Tatsachenmaterial bereicherte, haben Haeckel und Ray Lankester dasselbe zuerst zu einer allgemeinen Theorie zu verwerten gesucht, indem sie auf dem Wege morphologischer Vergleichung bisher zusammenhangslose Tatsachen in Verbindung setzten.

Ausgehend von der Entwicklung und der Anatomie der Spongien verglich Haeckel den blätterigen Bau der Embryonen aller Tiere und den blätterigen Bau der Cölenteraten miteinander und schuf als Frucht dieser Studien die berühmte Gastraetheorie, welche bei ihrer Veröffentlichung von vielen Seiten angefeindet, jetzt in ihrem wesentlichen allgemeinen Inhalte die verdiente Würdigung gefunden und den Anstoß zu zahlreichen Untersuchungen gegeben hat. Haeckel zeigte, daß in der Entwicklung der verschiedenen Tierklassen von den Spongien bis zum Menschen hinauf eine Keimform, die Gastrula, auftritt, die aus zwei Zellenblättern besteht, und daß die beiden Zellenblätter der verschiedenen Embryonalformen einander vergleichbar oder homolog sind. Die Gastrula stellt, wie er durchzuführen versuchte, im einfachsten Zustand einen Doppelbecher mit einer Urdarmhöhle und einem Urmund dar, kann aber dadurch, daß im Ei Dottermaterial abgelagert wird, wie bei den meisten Wirbeltieren, in hohem Grade abgeändert werden, so daß die ursprüngliche Grundform kaum noch zu erkennen ist. Infolgedessen unterschied er, je nach der Art der Abänderung, verschiedene Formen der Gastrula als Glocken-, Hauben-, Scheiben- und Blasengastrula. Die verschiedenen Formen läßt er durch einen Einstülpungsprozeß aus einer noch einfacheren Grundform, welche das Endresultat des Furchungsprozesses ist, aus der Keimblase, entstehen[1]).

1) Es verdient hier hervorgehoben zu werden, daß bereits Oken und C. Ernst v. Baer, wenn auch in einer noch sehr unbestimmten Weise, die Bedeutung der Blasenform für die Entwicklung des tierischen Körpers hervorgehoben haben. Oken war ein Gegner der Wolffschen Blättertheorie. In einer Kritik über die Untersuchungen Panders ruft er mit Emphase und mit gewissem Rechte aus: „So können die Sachen nicht sein. Der Leib entsteht aus Blasen und nimmermehr aus Blättern" und er knüpft hieran die sehr zutreffende Bemerkung: „Es scheint uns, als wenn man ganz und gar vergäße, daß der Dotter und die Dotterhaut, die eine Blase ist, wesentlich zum Leibe des Keims gehören, daß der Embryo nicht darauf schwimmt, wie der Fisch im Wasser, oder darauf liegt, wie ein Trichter auf dem Faß."

In ähnlicher Weise bemerkt Baer, ohne aber das Verhältnis zu den Keimblättern näher auseinanderzusetzen: „Da der Keim das unausgebildete Tier selbst ist, so kann man nicht ohne Grund behaupten, daß die einfache Blasenform die gemeinschaftliche Grundform ist, aus der sich alle Tiere nicht nur der Idee nach, sondern historisch entwickeln."

Seine ausgezeichnete Gastraetheorie veröffentlichte HAECKEL in zwei Aufsätzen in der Jenaischen Zeitschrift: 1. Die Gastraeatheorie, die phylogenetische Klassifikation des Tierreichs und die Homologie der Keimblätter, und 2. Nachträge zur Gastraeatheorie.

Gleichzeitig mit HAECKEL wurde auch in England RAY LANKESTER zu einer ähnlichen Theorie geführt, welche er in seinen ideenreichen Schriften: 1. On the primitive cell-layers of the embryo as the basis of genealogical classification of animals, und 2. Notes on the embryology and classification of the animal kingdom etc. ausgeführt hat. Wie HAECKEL die Gastraea, so nimmt LANKESTER die Planula, eine sack- oder blasenförmige Larve, deren Wand aus zwei Zellenblättern aufgebaut ist und einen Hohlraum, die Magenhöhle, umschließt, als die Grundform an, aus welcher sich alle Tiere entwickelt haben; daher er denn auch seine Theorie als Planulatheorie der Gastraeatheorie gegenübergestellt hat. Für die zwei Blätter der Planula lehrt er eine doppelte Entstehungsweise, entweder durch Spaltung (Delamination) einer einfachen Epithelschicht, oder durch Einstülpung (Invagination) der Blasenwand.

Sowohl HAECKEL als LANKESTER waren den Nachweis schuldig geblieben, wie in einzelnen Abteilungen der Wirbeltiere, bei Fischen, Reptilien, Vögeln und Säugetieren die Entwicklung der Gastrula vor sich geht. Um die Feststellung und Klärung zahlreicher, in der Gastraeatheorie unerledigt gebliebener Detailfragen haben sich BALFOUR, VAN BENEDEN, GERLACH, GÖTTE, HOFFMANN, KOLLER, RAUBER, RÜCKERT, SELENKA, DUVAL, RABL u. a. wesentliche Verdienste erworben. Durch die zahlreichen Untersuchungen kam allmählich Klarheit in folgende Punkte: 1. Die beiden primären Keimblätter, welche die Grundlage für die Entwicklung der Wirbellosen und der Wirbeltiere bilden, entstehen durch Einfaltung einer ursprünglich einfachen Zellenschicht[1]). 2. Die Keimblätter sind einander vergleichbar oder homolog, weil sie sich nach demselben Prinzip entwickeln und die beiden Fundamentalorgane des tierischen Körpers aus sich hervorgehen lassen, nämlich die Schicht, welche den Körper nach außen begrenzt (das Ektoderm), und die Schicht, welche die Verdauungshöhle auskleidet (das Entoderm). 3. Der Darmkanal aller Tiere entsteht durch Einstülpung.

Was die zweite Frage, die Entwicklung der mittleren Keimblätter, betrifft, so war HAECKEL in seiner Gastraeatheorie auf dem überlieferten Standpunkte stehen geblieben, indem er sich am meisten der Ansicht C. E. v. BAERS zuneigte, daß das Hautfaserblatt sich vom primären äußeren und das Darmfaserblatt vom inneren Keimblatt abspalte. Dagegen huldigten die meisten Embryologen, welche sich mit der Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere beschäftigten, der Ansicht REMAKS und leiteten das ganze mittlere Keimblatt vom unteren durch Abspaltung her. Die Leibeshöhle stellten sie anderen lymphatischen Hohlräumen, wie sie an verschiedenen Stellen des Körpers im Bindegewebe auftreten, an die Seite.

Die Berichtigung dieser Anschauungen ist in ähnlicher Weise wie bei den primären Keimblättern von verschiedenen Seiten aus in Angriff genommen worden. Durch genaueres Studium der Keimblätter-

1) Für einzelne wirbellose Tiere wird in dessen noch von mehreren Autoren angegeben, daß sich das innere Keimblatt nicht durch Einfaltung, sondern durch Abspaltung oder Delamination vom äußeren Keimblatt entwickele.

bildung bei dem Huhn und bei den Säugetieren fand Kölliker, daß das mittlere Keimblatt sich vom unteren nicht einfach abspaltet, sondern von einem beschränkten Bezirk der Keimhaut aus entsteht, nämlich von der Primitivrinne aus, wo die beiden Grenzblätter ineinander übergehen. Von hier aus läßt er es zwischen die beiden primären Keimblätter als eine solide Zellenmasse hineinwachsen und läßt später in ihm durch Spaltung in zwei Blätter die Leibeshöhle sichtbar werden. Hiermit war in der Darstellung des tatsächlichen Sachverhalts ein nicht unwesentlicher Fortschritt geschehen.

Ein tieferes Verständnis dieser embryonalen Vorgänge bei den Wirbeltieren wurde aber auch hier erst durch das Studium wirbelloser Tiere angebahnt, besonders durch die wichtigen Entdeckungen von Metschnikoff und Kowalevsky über die Bildung der Leibeshöhle bei Echinodermen, Balanoglossus, Chätognathen, Brachiopoden und Amphioxus. Metschnikoff fand, daß bei Echinodermenlarven und bei Tornaria, der Larve vom Balanoglossus, die Wandungen der Leibeshöhle von Ausstülpungen des Darmkanals gebildet werden. Noch mehr Aufsehen aber erregte es, als Kowalevsky 1871 seine Entwicklungsgeschichte der Sagitta veröffentlichte und zeigte, wie der Urdarm der Gastrula durch zwei Falten in drei Räume, in die sekundäre Darmhöhle und in die Leibeshöhlen, abgeteilt wird, was später durch Untersuchungen von Bütschli und mir volle Bestätigung fand. Der Sagittenentwicklung ließ darauf Kowalevsky nach kurzer Pause seine Brachiopodenarbeit folgen, in welcher er wieder die Wissenschaft mit dem neuen wichtigen Faktum bereicherte, daß auch in dieser Klasse sich die Leibeshöhle in derselben Art wie bei den Chätognathen anlegt. Ihr folgte später die grundlegende Arbeit über den Amphioxus.

Durch die wichtigen, an Wirbellosen gemachten Befunde wurden Huxley, Ray Lankester, Balfour, mein Bruder und ich zu theoretischen Betrachtungen über den Ursprung der Leibeshöhle und der mittleren Keimblätter im Tierreich angeregt.

Huxley unterschied drei nach ihrer Entstehung verschiedene Arten der Leibeshöhle: 1. ein Enterocöl, welches wie bei den Pfeilwürmern usw. von Ausstülpungen des Urdarms abstammt, 2. ein Schizocöl, welches sich durch Spaltbildung in einer zwischen Haut und Darm gelegenen, mesodermalen Stützsubstanz entwickelt, 3. ein Epicöl, das durch Einstülpung der Körperoberfläche wie der Perithoracalraum der Tunicaten angelegt wird. Letzterer Art, meinte Huxley, entspräche vielleicht auch die Pleuroperitonealhöhle der Wirbeltiere.

An Huxleys Schrift knüpfte Ray Lankester an. Bis nicht entscheidende Beweise für eine verschiedenartige Genese der Leibeshöhle beigebracht seien, will er der Hypothese eines bei allen Tieren einheitlichen Ursprungs den Vorzug geben, und zwar läßt er das Schizocöl aus dem Enterocöl hervorgehen in der Weise, daß Ausstülpungen des Urdarms ihr Lumen verloren haben und daher als solide Zellenmassen angelegt werden, welche erst nachträglich wieder eine Höhlung gewinnen.

Balfour beschränkte sich in seinen verschiedenen Abhandlungen hauptsächlich auf die Erklärung der Verhältnisse bei den Wirbeltieren. Bei Untersuchung der Entwicklung der Selachier machte er die wichtige Entdeckung, daß das mittlere Keimblatt von den seitlichen Rändern des Urmunds aus entsteht und anfangs zwei getrennte Zellenmassen bildet, welche nach vorn und seitlich zwischen die zwei primären Keim-

lätter hineinwachsen. Da alsbald in jeder Zellenmasse eine gesonderte Höhle auftritt, bezeichnete er die Leibeshöhle als eine von Anfang an paarige Bildung und verglich sie den Leibessäcken, welche sich bei Wirbellosen durch Ausstülpung vom Urdarm entwickeln. Gegen seine Deutung, bemerkte BALFOUR mit Recht, könne die anfänglich solide Beschaffenheit der beiden Anlagen nicht ins Gewicht fallen, da in zahlreichen Fällen Organe, welche eigentlich Höhlungen enthalten müßten, solid entwickelt und erst nachträglich hohl werden, wie man denn bei manchen Echinodermen an Stelle hohler Ausstülpungen des Urdarms solide Zellenmassen antreffe.

Durch ähnliche theoretische Gesichtspunkte, wie die englischen Morphologen geleitet, versuchten darauf mein Bruder und ich die Frage nach der Entwicklung der Leibeshöhle und der mittleren Keimblätter durch planmäßige, in den Studien zur Blättertheorie veröffentlichte Untersuchungen, welche sich auf Wirbellose und Wirbeltiere erstreckten, durch eingehende Vergleichung entwicklungsgeschichtlicher und anatomischer Verhältnisse und mit Berücksichtigung des morphologischen und histologischen Aufbaues der Organismen zu einer Lösung zu führen. Die Resultate dieser Untersuchungsreihen wurden in zwei Schriften veröffentlicht: 1. in der „Cölomtheorie, Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes“, und 2. in der „Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere“.

In der ersten Schrift sahen wir uns genötigt, zur Klärung der Verhältnisse dem Begriff Keimblatt eine schärfere Fassung zu geben. Wir bezeichneten als solches eine Lage embryonaler Zellen, die wie ein Epithel angeordnet sind und zur Oberflächenbegrenzung des Körpers dienen. Nach Ablauf des Furchungsprozesses ist nur **ein** Keimblatt vorhanden, nämlich das Epithel der Keimblase. Aus ihm entstehen die übrigen Keimblätter durch den Prozeß der Ein- und Ausstülpung. Das innere Keimblatt bildet sich durch die Gastrulation, die beiden mittleren Keimblätter durch die Leibeshöhlenbildung, indem sich aus dem Urdarm zwei Leibessäcke ausstülpen und zwischen die beiden primären Keimblätter trennend hineinwachsen. Es gibt erstens Tiere, die sich nur aus zwei Keimblättern entwickeln und nur eine durch Einstülpung entstandene Höhle, einen Urdarm, in ihrem Körper besitzen (Cölenteraten und Pseudocölier), und zweitens Tiere mit vier Keimblättern, einem sekundären Darm und einer aus dem Urdarm entstandenen Leibeshöhle oder einem Enterocöl. Zu den zweiblätterigen Tieren gehören die Cölenteraten und Pseudocölier, alle vierblätterigen Tiere aber sind Enterocölier.

Von diesem Standpunkt aus suchten wir dann zu beweisen, daß man seither unter dem Begriff „mittleres Keimblatt“ zwei Dinge, die genetisch, morphologisch und histologisch ganz verschiedenartig sind, zusammengeworfen hat.

Außer den durch Einstülpung entstandenen Zellenlagen hat man zum mittleren Keimblatt auch Zellen gerechnet, die sich von den primären Keimblättern einzeln absondern und die Stützsubstanz und auch das Blut, wo solches vorhanden ist, zwischen den Epithellagen des Körpers erzeugen. Derartige embryonale Zellen, die durch Auswanderung in dem von den Keimblättern begrenzten Zwischenraum gebildet werden, nannten wir Mesenchymkeime und das von ihnen gelieferte Gewebe das Mesenchym. Es findet sich sowohl bei zwei-

als auch bei vierblätterigen Tieren. Von der Keimblattbild
mit dem morphologischen Aufbau des Körpers in Zusammen
muß die Mesenchymbildung, welche uns in einem der nächs
noch besonders beschäftigen wird, nach unserer Meinung sc
schieden werden, wenn in die ganze Blättertheorie Klarhe
einheitliches Prinzip gebracht werden soll.

In der zweiten Schrift galt es zu zeigen, daß bei den V
sich ein mittleres Keimblatt durch Einfaltung entwickelt.
Zwecke wurde die Entwicklung der Amphibien, Fische, Rept
und Säugetiere mit der Entwicklung des Amphioxus verglic
die Grundlage gewonnen, auf welcher die Entwicklung de
Keimblattes in dem vorausgegangenen Kapitel dargestellt

Durch vortreffliche Abhandlungen von van Benede
Heape, Hoffmann, Kölliker, Kollmann, Kupffer, Rabl,
Strahl, Waldeyer, Bonnet, Hubrecht, Keibel, Will,
Brachet und anderen wurden in den letzten Jahrzehnte
Tatsachen über die Entwicklung des mittleren Keimblattes
zelnen Klassen der Wirbeltiere zutage gefördert.

Eine wichtige Rolle in der Geschichte der Keimbla
noch die Konkreszenztheorie und die Urmundtheor
Der Begründer der Konkreszenztheorie ist His, nachdem sc
Lereboullet ähnliche Gedanken geäußert hatte.

Durch seine Studien an Knochenfischen und Selachiern
die Überzeugung befestigt worden, daß die Achsenorgane
schmelzung zweier getrennter Hälften in der Medianebene d
Körpers zustande kommen. An der Keimhaut der Fig. 26
das Material zur Rumpfanlage im Randwulst aufgespeicher
dadurch an seinen Ort gelangen, daß die dem hinteren Ende
abgegliederten Embryos zunächst liegenden Strecken an diesen
schieben und ihn nach rückwärts verlängern. His bezei
zufolge die Anlage des Körpers als einen platten Ring (bourre
gène von Lereboullet), dessen zwei Seitenhälften sich
aneinanderlegen und sich als symmetrische Körperhälften ve

Später hat His (1891) in einem Vortrag „Zur Frage de
wachsung der Wirbeltierembryonen" die Konkreszenztheori
die höheren Wirbeltiere zu übertragen versucht; er glaubte be
die Stelle, an welcher eine Längsverwachsung von Axialg
kommt, die Primitivrinne und den neurenterischen Kanal be
können. Bei dieser Ansicht stellte His aber eine Beziehung d
rinne und des neurenterischen Kanals zum Urmund (Blastopo
Wirbeltiere) in Abrede, da der Canalis neurentericus gleich
After eine sekundäre Durchbruchsöffnung sei. So löste den
in diesem Versuch seine Konkreszenztheorie von der Urmu
die, wie wir gleich sehen werden, für sie von grundlegender
ist; er machte zum Ausgangspunkt seiner Konkreszen
embryobildende Falte, die auf der Keimhaut entsteht, und
Theorie in die Sätze zusammen: „Bei allen cranioten Wirbe
sich das Kopfende des Körpers als eine hufeisenförmige Falt
blasten an. Zwischen beiden Schenkeln des Hufeisens liegt d
rinne. Die embryobildende Falte kann vom Rand ausgehe
Keimrandgebiet in der Folge teilweise oder ganz in ihren Be
(Fische und Amphibien), oder sie kann vom Keimrand entfer

(Amnioten). In dem einen wie in dem andern Falle wirken verschiedene Kräfte in schräger, mediokaudaler Richtung auf die primäre Faltenanlage; der Embryo wird absolut schmäler und zugleich unter Hinzunahme von mehr seitwärts gelegenen Teilen länger. Bei niederen und bei höheren Wirbeltieren findet eine Verlötung der Axialgebilde aus zwei Seitenhälften statt, und so ergibt sich damit die Längsverwachsung in der Mittelebene als ein durchgreifender Vorgang für sämtliche Wirbeltiere. Unter den Wirbellosen findet der Vorgang seine Parallele in der Keimstreifenverwachsung von Würmern und von Arthropoden."

Die Konkreszenztheorie von HIS wurde seit ihrem Erscheinen von den meisten Embryologen, z. B. von BALFOUR und RABL, als unhaltbar bezeichnet. Einige sprachen sich zu ihren Gunsten aus, wie RAUBER, ROUX, SEDGWICK MINOT. RAUBER erklärte in sehr ansprechender Weise die Doppelmonstra von Knochenfischen aus der Art, wie sich die Keimwülste zusammenlegen. Ihm kommt das Verdienst zu, daß er den ganzen Vorgang als Urmundschluß zu deuten versucht hat. ROUX fand die Lehre von HIS in Übereinstimmung mit den Folgerungen, die sich aus seinen Versuchen am Froschei ergeben haben. SEDGWICK MINOT endlich erblickte auch in den Verwachsungsrändern die Urmundlippen und schrieb der Gastrula der Wirbeltiere einen sehr in die Länge gezogenen Urmund zu, der sich während der Entwicklung von vorn nach hinten schließt: „Concrescence is then a modified method of uniting the lips of a greatly elongated gastrula-mouth."

Durch Untersuchungen von Froschmißbildungen bin ich in der Schrift „Urmund und Spina bifida" (1892) zu der Überzeugung geführt worden, daß in der Konkreszenztheorie von HIS ein richtiger Kern enthalten ist, daß der Verwachsungsprozeß aber morphologisch erst verständlich wird, wenn er auf die Urmundränder bezogen wird, was von HIS nicht klar erkannt war, infolgedessen hauptsächlich seine Darstellung an manchen Unrichtigkeiten leidet. Die Konkreszenz wird erst verständlich, wenn genau untersucht wird, was in den einzelnen Klassen der Wirbeltiere als Urmund zu bezeichnen ist, was seine Merkmale sind, wie er zuerst entsteht und sich während der aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien verändert. Die Konkreszenzlehre findet so ihre Beantwortung in der Urmundtheorie. Indem ich die oben aufgeworfene Frage prüfte, kam ich zu der Auffassung, welche in Kapitel VII ihre Darstellung gefunden hat.

Das mechanische Prinzip im Entwicklungsprozeß, vermöge dessen die Keimblätter und aus diesen die einzelnen Organe gebildet werden, ist in seiner vollen Bedeutung erst später erfaßt worden.

Unter den Begründern der Blättertheorie hat PANDER dieser Frage das meiste Verständnis entgegengebracht. „Die Keimhaut", heißt es bei ihm an einer Stelle, „bildet allein durch den einfachen Mechanismus des Faltens den Leib und die Eingeweide des Tieres. Ein zarter Faden setzt sich als Rückenmark an ihr an, und kaum ist dieses geschehen, so schlägt sie die ersten Falten, welche selbst dem Rückenmark den Sitz anweisen mußten, als Hülle über das kostbare Fädchen, auf diese Weise die erste Grundlage des Leibes bildend. Hierauf geht sie in neue Falten über, welche, im Gegensatz zu den ersten, die Bauch- und Brusthöhle mit Inhalt gestalten. Und zum dritten Male sendet

sie Falten aus, um den aus ihr und durch sie gebildeten Fötus in passende Hüllen einzuwickeln. Daher es denn niemand befremden mag, wenn im Verlaufe unserer Erzählung so viel von Falten und Umschlagen die Rede ist.“ Und um Mißverständnisse zu vermeiden, fügt er an anderer Stelle die wichtige Äußerung hinzu, daß, „wo von den Faltungen der Häute die Rede sei, man sich nicht leblose Membranen vorstellen dürfe, deren mechanisch gebildete Falten notwendig sich über die ganze Fläche verbreiten würden, ohne sich auf einen bestimmten Raum beschränken zu lassen. Die die Metamorphose der Häute bedingenden Falten sind vielmehr selbst organischen Ursprungs und bilden sich an dem gehörigen Orte, sei es nun durch Vergrößerung der dort schon vorhandenen oder durch ein Hinzutreten neuer Kügelchen, ohne daß dadurch der übrige Teil der Keimhäute verändert würde.“

Viel weniger klar, meist gar nicht, haben sich PANDERS Nachfolger über den Faltenmechanismus ausgesprochen. Die ganze Lehre wird von RUDOLPH WAGNER sogar als entschieden irrig verurteilt. „Niemandem wird es einfallen“, heißt es in seinem Lehrbuche der Physiologie, „sich die drei Blätter der Keimhaut wie die Blätter eines Buches zu denken. Niemand wird der mechanischen Vorstellung huldigen, als entstünde der Embryo durch eine Faltenbildung dieser drei Blätter.“

Nach PANDER hat sich zuerst wieder LOTZE mit der „Mechanik der Gestaltbildung“ eingehender beschäftigt, worauf RAUBER in einer verdienstvollen Geschichte unseres Gegenstandes hingewiesen hat. Er bezeichnet das „ungleichförmige Wachstum“ oder die „ungleichförmige Vegetation“ als die Ursache der Lageveränderungen, die teils als Verschiebungen, Ausbuchtungen, Einstülpungen oder Dehnungen nur erscheinen, teils wirklich auf diesem Wege durch mechanischen Zug und Druck hervorgebracht werden.

In jüngster Zeit hat HIS das Studium der Entwicklungsgeschichte von mechanisch-physiologischen Gesichtspunkten aus intensiver als alle seine Vorgänger betrieben und auch die Bedeutung des Faltungsprozesses für die Körperbildung wieder mit Nachdruck betont. Die beiden hier in Betracht kommenden Hauptschriften von HIS sind: „Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes“, 1868, und „Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung“, 1874. Indem ich betreffs des einzelnen auf die Schriften verweise, bemerke ich, daß trotz vielfacher Übereinstimmungen ich doch in wichtigen Punkten der Betrachtungsweise von HIS nicht beistimmen kann. Wenn HIS z. B. (S. 52) die Mechanik der Gestaltung auf das einfache Problem von den Formveränderungen einer ungleich sich dehnenden, elastischen Platte zurückführen will, so übersieht er meiner Meinung nach, daß eine aus Zellen aufgebaute Platte, auch wenn sie elastische Eigenschaften besitzt, doch ein viel komplizierteres Gebilde ist, und daß die Faltungs- und Ausstülpungsprozesse in erster Linie von den Wachstumsenergien besonderer Zellgruppen hervorgerufen werden, sich also mit Krümmungen und Dehnungen elastischer Platten nicht vergleichen lassen. Wie schon PANDER betont hat, darf man bei den Faltungsprozessen nicht an leblose Membranen denken, vielmehr sind „die Falten selbst organischen Ursprungs“, hervorgerufen am gehörigen Orte durch eine daselbst stattfindende Zellenvermehrung. Daher hat sich HAECKEL gegen die von HIS angebahnte Behandlungsweise der Entwicklungsgeschichte in seiner Streitschrift: „Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte“ gewandt.

Daß die morphologische Differenzierung des tierischen Körpers in erster Linie auf einem Faltungsprozeß epithelialer Lamellen beruht, haben mein Bruder und ich in einer noch mehr erschöpfenden Weise als unsere Vorgänger an der Hand eines reichen Beobachtungsmaterials durchzuführen versucht. In unseren Stadien zur Blättertheorie haben wir erstens auf die Cölenteraten die Aufmerksamkeit gelenkt, als diejenigen tierischen Organismen, bei denen das Prinzip der Faltenbildung auf das klarste in der ganzen Organisation bis in das einzelne durchgeführt ist, und zweitens haben wir für die Wirbeltiere festzustellen versucht, daß Organe, wie die Leibeshöhle, Chorda, Rückensegmente, die man durch Sonderung und Spaltung von Zellenschichten entstehen ließ, gleichfalls wieder durch den typischen Prozeß der Faltenbildung und Abschnürung in das Dasein treten.

Endlich haben wir auch für das ungleiche Wachstum einer Zellenmembran eine physiologische Ursache nachzuweisen versucht und bei den Cölenteraten eine solche im ungleichen Funktionieren ihrer verschiedenen Abschnitte aufgefunden. Teile einer Membran werden stärker wachsen und sich einfalten müssen, wenn sie vermöge ihrer Lage stärker als benachbarte Strecken funktionell in Anspruch genommen werden.

Am Schluß dieser historischen Skizze sei noch darauf hingewiesen, daß C. E. v. Baer in der allgemeinen Besprechung der entwicklungsgeschichtlichen Prozesse zwischen den Vorgängen der morphologischen Sonderung, welche sich am Beginn der Entwicklung abspielen, und den später eintretenden Vorgängen der histologischen Sonderung zuerst in klarer Weise unterschieden hat.

---

sie Fal
Hüll
im V
Re
St
H.
d
v

. . . ES KAPITEL.

... Segmentierung oder Metamerie des Wirbeltierkörpers.

... späteren Stadien die Entwicklung der Wirbel-
... reicher werden die Veränderungen, welche
... schiedensten Stellen des embryonalen Körpers
... nun nicht unsere Aufgabe sein, Schritt für
... sich vollziehenden Vorgänge zu beschreiben,
... eine zerrissene und das Verständnis der ein-
... werden würde, sondern es ist im didaktischen
... aus der Summe vielfältiger Erscheinungen einen
... ungsprozeß herauszugreifen und ihn so weit zu ver-
... vorläufigen Abschluß gefunden hat.
... age des mittleren Keimblattes spielen sich in seinem
... Prozesse ab. Der eine Prozeß führt zu einer Gliede-
... Keimblattes in einzelne, hintereinander gelegene
... Metameren, welche für die Morphologie des Wirbel-
... wichtig sind, wenn auch unter den Wirbellosen
... Klassen gegliederter, aus Metameren aufgebauter Tiere
... Ringelwürmer (Anneliden) und die Arthropoden. Der
... der sich etwa zur selben Zeit, wenigstens bei den höheren
... vollzieht, führt zur Entstehung von Anlagen, aus welchen
... substanz und das Blut der Wirbeltiere ableiten lassen.
... diesem Kapitel wollen wir zunächst die Entstehung der Meta-
... Auge fassen. Zwei verschiedene Arten derselben sind im
... Wirbeltiere zu unterscheiden. Die eine Art wird nur beim
... lanceolatus, die andere bei allen übrigen Wirbeltieren beob-
...

... Amphioxus wird am Anfang das ganze Mesoderm in Meta-
... zerlegt, welchen HATSCHEK den passenden Namen der Ur-
... gegeben hat. Infolgedessen besteht bei ihm eine Zeitlang
... zusammenhängende Leibeshöhle, sondern ein System von auf-
... einanderfolgenden, den Darm umgebenden Hohlräumen, die durch
... transversale Scheidewände voneinander getrennt sind. In dieser
Beziehung bietet der Amphioxus vorübergehend eine gewisse Überein-
stimmung mit den Anneliden dar, deren Leibeshöhle durch Dissepimente
zahlreiche, hintereinander gelegene Kammern getrennt ist.

Bei den übrigen Wirbeltieren dagegen wird die Segmentierung
auf einen dorsalen, an Nervenrohr und Chorda angrenzenden Teil
Mesoderms beschränkt. Der größere, ventrale Abschnitt bleibt

ungegliedert. Es entwickelt sich bei ihnen gleich von Anfang an die Leibeshöhle als ein einheitlicher zusammenhängender Hohlraum. Die älteren Embryologen erblickten in den aus dem dorsalen Teil des Mesoderms (den Rückenplatten) sich bildenden, kubischen Körperchen die Anlagen der Wirbel. Wirbelrudimente nannte sie auch C. E. v. Baer; er ließ jeden Wirbel sich aus zwei gegenüberliegenden Stücken anlegen, die aus zusammengedrängten Körnchen bestehen, aber eine dem Knorpel ähnliche Textur noch nicht besitzen. Später erkannte man, daß die kubischen Körperchen nicht in der von Baer vermuteten Weise die Anlagen von Wirbeln sind, da sie auch alle quergestreiften Muskeln des Körpers liefern und überhaupt in ihrer Lage mit den Wirbeln gar nicht übereinstimmen. (Vergleiche hierüber den späteren Abschnitt über das Achsenskelett.) Daher gab man ihnen jetzt den Namen „Urwirbel" und beschrieb diese „sogenannten Urwirbel", wie z. B. in Köllikers Entwicklungsgeschichte als die Anlagen und Vorläufer, namentlich der Wirbelsäule und ihrer Muskeln sowie der Nervenwurzeln, von denen sich leicht nachweisen lasse, daß sie einem Zerfall der Urwirbelplatten in einzelne Stücke ihren Ursprung verdanken.

Der aus einer irrigen Deutung entstandene Namen „Urwirbel" wird zwar auch heute noch viel gebraucht, erscheint mir aber wenig empfehlenswert, da er leicht die falsche Vorstellung wachruft, als ob die am Wirbeltierleibe zuerst auftretende Segmentierung überhaupt mit der Gliederung des Achsenskeletts in Wirbel in einer näheren, direkten Beziehung stände. Das ist aber nicht der Fall. Eine Gliederung des Achsenskeletts bildet sich bei den Wirbeltieren erst mit der Entwicklung knorpeliger und knöcherner Wirbelstücke aus. Die niedersten Wirbeltiere, wie Amphioxus und die Cyclostomen, sowie junge Larven und Embryonen aller höheren Wirbeltiere besitzen noch keine abgegliederten Wirbel. Als Chorda ist das Achsenskelett der Wirbeltiere ursprünglich ungegliedert, zu einer Zeit, wo der Körper bereits auf das deutlichste eine metamere Gliederung aufweist. Somit ist denn nicht das Achsenskelett, sondern die Muskulatur das erste Organsystem der Wirbeltiere, welches in aufeinanderfolgende Segmente zerlegt wird, wie uns Amphioxus, die Cyclostomen und die Larvenstadien aller niederen Wirbeltiere beweisen. Daß die Gliederung des Achsenskeletts im Verhältnis zur Muskulatur erst der spätere, sekundäre Zustand ist, geht weiterhin auch daraus hervor, daß sie in ursächlicher Abhängigkeit von der vorausgehenden Gliederung der Muskulatur erfolgt, wie in dem Kapitel über das Skelett genauer auseinandergesetzt werden wird.

Da nun von den zuerst sich bildenden Segmenten des Mesoderms die gesamte quergestreifte Muskulatur des Wirbeltierkörpers hervorgeht, könnte man ihnen an Stelle des Namens „Urwirbel" mit einem besseren Recht den Namen Myomere oder Muskelsegmente geben, wenn man den Namen mit Rücksicht auf das Organ, welches später aus der Anlage hervorgeht, wählen wollte. Aber auch dies möchte ich nicht empfehlen aus dem Grunde, daß aus den würfelförmigen Körperchen sich außer den Muskeln auch noch andere Organe entwickeln, wie Kanälchen der Vor- und Urniere, ferner Stützgewebe, die wieder eine sehr verschiedene Verwendung finden und zum kleinen Teil auch zum Aufbau der gegliederten Wirbelsäule dienen. Unter diesen Verhältnissen scheint mir ein Name am Platz, welcher über die zukünftige Bestimmung des in den würfelförmigen Körperchen enthaltenen Zellenmaterials nichts präjudiziert, sondern nur die fundamentale Tatsache

... daß der Körper der Wirbeltiere ein geglie...

... Erwägungen geleitet, habe ich in früheren ... das Wort „Urwirbel" durch den allgemei... „Ursegment" zu ersetzen gesucht. Hiergegen ist von ... gemacht worden, daß man dann mit dem gle... Gebilde bezeichne, die sich nur teilweise entsprechen, wi... des Amphioxus und der übrigen Wirbeltiere. Inder... Einwand Rechnung trage, werde ich das Wort Ursegmen... den Fällen gebrauchen, wo das ganze Mesoderm, wie beim Amphi... Metameren zerlegt wird, dagegen werde ich mich von jetzt a... Ausdrucks **Rückensegmente** bedienen, wenn, wie bei allen W...tieren, die Zerlegung nur auf den dorsalen Abschnitt des Meso... links und rechts von Nervenrohr und Chorda beschränkt bleibt.

1. Die Entwicklung der Ursegmente des Amphioxus.

Beim Amphioxus fällt die Ursegmentbildung mit der erste... lage des mittleren Keimblattes, mehr als bei den übrigen Wirbelt...

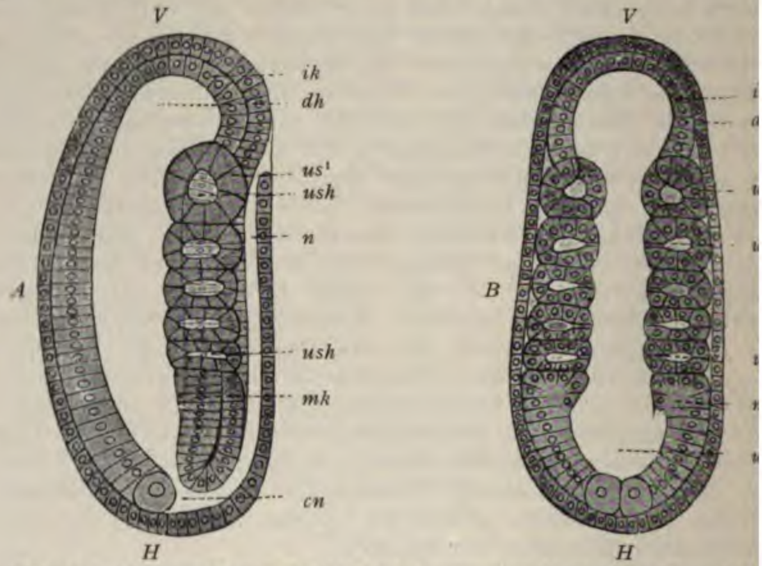


Fig. 292. **Amphioxusembryo mit fünf Paar Ursegmenten in optischen Durchsch...** Nach Hatschek. *A* von der Seite gesehen. *B* vom Rücken gesehen. In Fi... sind die Öffnungen der Ursegmenthöhlen in die Darmhöhle, welche bei tiefere... stellung zu sehen sind, angedeutet; *V* vorderes, *H* hinteres Ende; *ak*, *ik*, *mk* äu... inneres, mittleres Keimblatt; *dh* Darmhöhle; *n* Nervenrohr; *cn* Canalis neurent... *us*¹ erstes Ursegment; *ush* Ursegmenthöhle; *ud* Urdarm.

zeitlich zusammen. Sowie am vorderen Ende des Embryos die b... Cölomtaschen am Urdarm hervorzuwachsen beginnen, tritt auch ... eine von vorn nach hinten fortschreitende, weitere Zerlegung ders... in zwei Reihen kleinerer, hintereinander befindlicher Säckche... (Fig. 292 A, B, *us*). Auch hier handelt es sich wieder um einen Falt...prozeß, der sich vielfach in der gleichen Weise wiederholt.

In geringer Entfernung vom Kopfende der rinnenförmigen C...ausstülpung legt sich ihre aus Zylinderzellen zusammengesetzte ...

in eine zur Längsachse des Embryos quergestellte Falte, welche von oben und von der Seite her in die Leibeshöhle nach abwärts wächst; in derselben Weise bildet sich alsbald jederseits in geringer Entfernung hinter der ersten eine zweite, hinter der zweiten eine dritte, vierte Querfalte und so fort in demselben Maße, als sich der embryonale Körper in die Länge streckt und sich die Anlage des mittleren Keimblattes durch Fortschreiten der Aussackung nach dem Urmund zu vergrößert.

Bei dem in Fig. 292 dargestellten Embryo lassen sich jederseits fünf Säckchen zählen. Der Ausstülpungsprozeß geht an der mit *mk* bezeichneten Stelle nach dem Urmund zu noch weiter und läßt durch Querfaltung noch eine ansehnliche Reihe von Ursegmenten aus sich hervorgehen, deren Zahl bei einer nur 24 Stunden alten Larve schon etwa auf 17 Paar gestiegen ist. Die Ursegmente zeigen anfänglich eine Öffnung, durch welche ihr Hohlraum (*ush*) mit dem Darmraum in Verbindung steht. Alsbald aber beginnen sich diese Öffnungen nacheinander zu schließen, indem ihre Ränder einander entgegen- und zusammenwachsen, und zwar in derselben Reihenfolge, in der die Abgliederung der Teile von vorn nach hinten erfolgt ist. Dabei dehnen sich die Ursegmente (Fig. 293) allmählich unter Vermehrung und Gestaltsveränderung ihrer Zellen sowohl dorsal- als ventralwärts aus. Nach oben wachsen sie mehr und mehr zur Seite des Nervenrohrs empor, das sich mittlerweile von seinem Mutterboden, dem äußeren Keimblatt, ganz abgelöst hat. Nach abwärts schieben sie sich zwischen sekundären Darm und äußeres Keimblatt hinein.



Fig. 293. **Querschnitt durch die Mitte des Körpers eines Amphioxus-Embryos mit 11 Ursegmenten.** Nach HATSCHEK. *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt, *mk*¹, *mk*² parietale, viszerale Lamelle des mittleren Keimblattes; *us* Ursegment; *n* Nervenrohr; *ch* Chorda; *lh* Leibeshöhle, *dh* Darmhöhle.

Auf einem noch späteren Stadium, wie es auf der rechten Seite der Fig. 293 dargestellt ist, schnüren sich dann die dorsalen Abschnitte der Ursegmente von den ventralen ab. Sie verlieren jetzt auch ihre Höhlung und wandeln sich in die quergestreifte Muskulatur des Körpers um, die sich entsprechend ihrer Entwicklung aus Segmenten in aufeinanderfolgende, zahlreiche Myomeren gliedert. Aus den Hohlräumen der ventralen Abschnitte aber leitet sich die eigentliche ungegliederte Leibeshöhle her, indem die trennenden Scheidewände sich verdünnen, einreißen und schwinden.

2. Die Entwicklung der Rückensegmente bei Amphibien, Fischen und Amnioten.

Vom Amphioxus abgesehen, erfährt bei den Wirbeltieren nur der dorsale Abschnitt des Mesoderms eine Segmentierung. Es bilden sich aus ihm die Rückensegmente oder, um andere synonyme Bezeichnungen aufzuführen, die Somite, die Mesodermsegmente, Urwirbel, Protovertebrae.

Bei den Tritonen, bei denen wir den Vorgang zuerst verfolgen wollen (Fig. 294 u. 295), verdickt sich das mittlere Keimblatt zu beiden Seiten von der Chorda (*ch*) und von der Anlage des Zentralnervensystems

(*mp*), welche sich zu dieser Zeit zu einer Rinne zusammengekrümmt hat; hierbei tritt in dem verdickten Teil ein Hohlraum (*sh*) durch Auseinanderweichen der viszeralen und parietalen Lamelle hervor. Die Verdickung ist nicht durch eine Vermehrung der Zellenlagen, sondern einzig und allein dadurch hervorgerufen worden, daß die Zellen an Höhe zunehmen und zu langen Zylindern auswachsen, welche um den Hohlraum als Epithel angeordnet sind. Wir unterscheiden diese zu beiden Seiten der Chorda und des Nervensystems gelegenen, verdickten Teile der mittleren Keimblätter als die Rückenplatten von den seitlichen Teilen

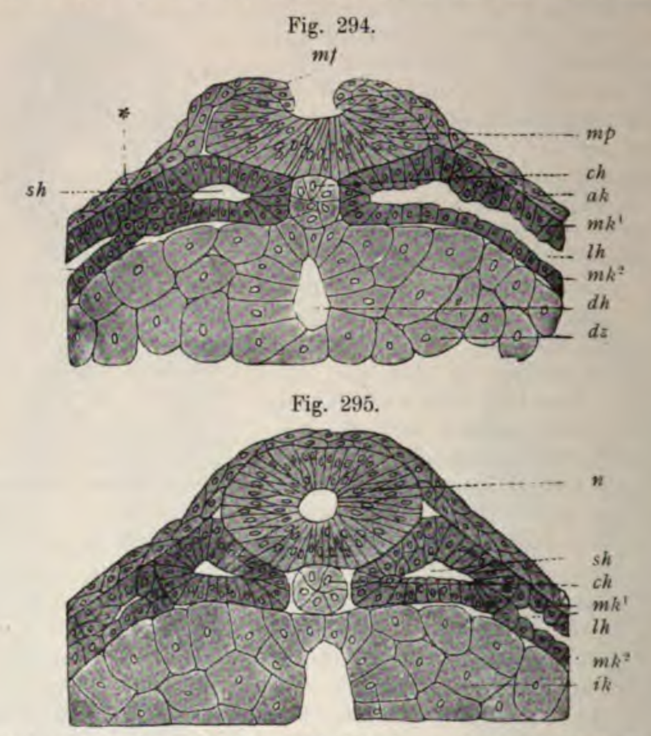


Fig. 294 u. 295. **Zwei Querschnitte durch einen Tritonenmbryo.**
Fig. 294. **Querschnitt durch die Gegend des Rumpfes, in welcher das Nervenrohr noch nicht geschlossen ist und die Rückensegmente sich von den Seitenplatten abzuschnüren beginnen.**
Fig. 295. **Querschnitt durch die Gegend des Rumpfes, in welcher das Nervenrohr geschlossen ist und die Rückensegmente sich gebildet haben.**
mf Medullarfalten; *mp* Medullarplatte; *n* Nervenrohr; *ch* Chorda; *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt; mk^1 parietales, mk^2 viszerales Mittelblatt; *dh* Darmhöhle; *lh* Leibeshöhle; *sh* Segmenthöhle; *dz* Dotterzellen.

oder den Seitenplatten. Im Bereich der letzteren sind die Zellen niedriger, und ist gewöhnlich noch kein deutlich markierter Hohlraum zwischen viszeralem und parietalem Blatte vorhanden.

Nur die Rückenplatten werden segmentiert. Die Segmentierung beginnt am Kopfende und schreitet langsam nach dem Urmund fort; sie vollzieht sich durch Faltung und Abschnürung. Die an Nervenrohr und Chorda angrenzende, von Zylinderzellen gebildete Epithellamelle erhebt sich in kleine Querfalten, die, durch gleich große Abstände voneinander getrennt, in die Höhlung der Rückenplatte hinein-

…kleiner, hintereinander gelegener Säckchen

…noch jedes Säckchen von den Seiten… daher jetzt sowohl an Quer- als Fron… von Chorda und … Zylinderzellen aus… von ihrer Um… einen Spaltraum ab… ihrem Innern eine kleine … Derivat der Leibeshöhle, … dem vorderen Faltenblatt … Wand des neugebildeten … aus dem hinteren Faltenblatt … des Restes der Rückenplatte … enden der demnächst sich ab… Säckchen hervor.



Fig. 296. **Frontalschnitt durch den Rücken eines Triton-Embryos mit ausgebildeten Rückensegmenten.** Man sieht zu beiden Seiten der Chorda (*ch*) die Rückensegmente (*rs*) mit ihren Segmenthöhlen (*sh*); *ak* äußeres Keimblatt.

…den Wirbeltieren, die sich aus …ischen Eiern entwickeln, scheinen …hier den ursprünglichen Modus der …ensegmentbildung am deutlichsten zu …gen. Indem die parietalen und die visceralen Lamellen des mittleren Keimblattes auseinanderweichen, bildet sich jederseits eine deutliche Leibeshöhle aus (Fig. 300). Der dorsale, an das Nervenrohr angrenzende Abschnitt derselben (*mp*) erhält verdickte Wandungen und entspricht der oben unterschiedenen Rückenplatte, die sich gleichzeitig mit dem Deutlichwerden der Leibeshöhle in die Rückensegmente zu gliedern beginnt. Im vorderen Abschnitte des Embryos wird eine Reihe von queren Teilungslinien bemerkbar, deren Zahl nach rückwärts kontinuierlich zunimmt. Längere Zeit

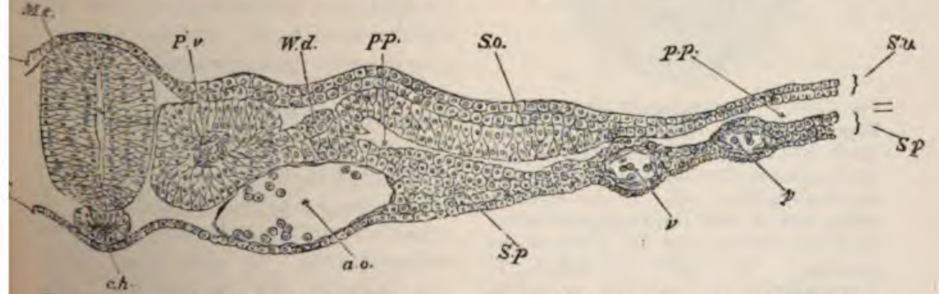


Fig. 297. **Querschnitt durch die Rückengegend eines Hühnerembryos von 45 Stunden.** Nach BALFOUR. Der Schnitt zeigt das mittlere Keimblatt teilweise gesondert in das Rückensegment (*Pv*) und die Seitenplatte, welche die Leibeshöhle (*pp*) zwischen sich faßt. *Mc* Medullarrohr; *Pv* Rückensegment; *So* Rumpfplatte; *Sp* Darmplatte; *pp* Leibeshöhle; *ch* Chorda; *A* äußeres Keimblatt; *C* inneres Keimblatt; *ao* Aorta; *v* Blutgefäß; *Wd* WOLFFscher Gang.

hängen die Höhlungen der durch die Querfurchen voneinander getrennten Rückensegmente noch mit der gemeinsamen Leibeshöhle ventralwärts durch enge Öffnungen zusammen. Man kann daher die vorliegenden Befunde auch so darstellen, daß die Leibeshöhle nach dem Rücken des Embryos zu mit einer Reihe dicht hintereinander gelegener, kleiner sackartiger Ausstülpungen besetzt ist. Später schnüren sich die Rückensegmente (Fig. 301 *mp*) von der Leibeshöhle ganz ab,

(*mp*), welche sich zu dieser Zeit zu einer [illegible] nderlegen und [illegible] hierbei tritt in dem verdickten Teil ein [illegible] weichen der viszeralen und parietalen [illegible] tritt, daß [illegible] ist nicht durch eine Vermehrung der Z[illegible] rung beruht. dadurch hervorgerufen worden, daß [illegible] ren bis [illegible] zu langen Zylindern auswachsen. [illegible] zurück- thel angeordnet sind. Wir unte[illegible] länge[illegible] Chorda und des Nervensystems [illegible] leren Keimblätter als die Rü[illegible]

[illegible] erscheint [illegible] einer solid[illegible] kleine kubische [illegible]



[illegible] Kaninchenembryo des 9. [illegible] Rückenseite gesehen. [illegible] fach vergr. Man [illegible] Stammzone (*stz*) und [illegible]. In der ersteren [illegible] Rückensegmente zur [illegible] und des Nervenrohrs [illegible] heller Fruchthof; *vf* [illegible] Vorderhirn; *ab* Augen- [illegible] Mittelhirn; *hh* Hinterhirn; [illegible] segment; *stz* Stammzone; [illegible] zone, *h* Herz; *ph* Peri- [illegible] der Leibeshöhle; *vd* durch- [illegible] Rand der vorderen Darm- [illegible]; *vo* Vena omphalo-mesenterica.

[illegible] an Chorda und Nervenrohr [illegible] angrenzende Teil des mittleren [illegible] blattes bildet an dem Durchschnitt durch einen Hühnerembryo (Fig. 297) eine aus vielfach übereinander gelagerten, kleinen Zellen bestehende, kompakte Masse (*P*[illegible]), die, soweit sie nicht in einzelne Stücke gegliedert ist, als Rückenplatte bezeichnet wird. In unserer Figur hängt sie seitwärts noch durch eine dünne Zellenbrücke mit den Seitenplatten zusammen, in deren Bereich die mittleren Keimblätter dünner und durch einen Spalt, die Leibeshöhle, voneinander getrennt sind.

Bei Betrachtung der Keimhaut von der Fläche erscheint die Gegend der Rückenplatten, wie im hinteren Abschnitt des 9 Tage alten Kaninchenembryos (Fig. 298) zu sehen ist, dunkler als die Gegend der Seitenplatten, so daß man beide voneinander als Stammzone (*stz*) und als Parietalzone (*pz*) unterschieden hat.

Die Entwicklung der Rückensegmente macht sich beim Hühnerembryo am Anfang des 2. Tages der Bebrütung, beim Kaninchen etwa am [illegible] Tage bemerkbar. In der Stammzone, in einiger Entfernung vor der [illegible], etwa in der Mitte der Embryonalanlage und links und [illegible] von der Chorda und dem Nervenrohr treten helle, quere Linien [illegible] (Fig. [illegible], 298). Sie entsprechen Querspalten, durch welche die Rückenplatten in die kleinen und soliden, kubischen Rückensegmente (*us*) [illegible] werden. Bei dem in Fig. 298 abgebildeten, 9 Tage alten Kaninchenembryo sind die Rückenplatten nach vorn in acht Paar

uw) zerfallen, während sie am hinteren Ende der Embryonal-
eine zusammenhängende Zellenmasse darstellen, die in
ht dunkler als die Umgebung erscheint (Stammzone *stz*).
was weiter vorgerückten Stadium entwickelt sich in
. wie bei den Amphibien und Selachiern, ein
welchen sich die Zellen in radiärer Richtung
5). Auch hier steht er anfänglich wie bei
ibeshöhle seitwärts in Zusammenhang, bis
andig abgeschnürt hat.
betrachteten Gliederungsprozeß wird bei den
dem Rumpf noch ein Teil der Kopf- und Schwanz-
onalanlage betroffen. Man muß daher einerseits von
ererseits von Rumpf- und Schwanzsegmenten sprechen.
schaffenheit der Kopfsegmente festzustellen, ist mit Schwie-
verbunden. Jedenfalls aber ergibt das genauere Studium
ersten embryonalen Gliederung des Körpers in eine größere
Zahl von Folgestücken das für die allgemeine Morphologie des Wirbel-
körpers hochwichtige Ergebnis, daß der Kopf nicht minder
der Rumpf einen gegliederten Körperteil darstellt
d keinenfalls aus einem einzigen Segment hervor-
gangen ist.

ZEHNTES KAPITEL.

Entwicklung von Bindesubstanz und Blut.
(Die Mesenchymtheorie.)

Mit der Frage nach der Entstehung von Bindesubstanz und Blut betreten wir ein sehr schwieriges Gebiet, auf welchem noch viele Verhältnisse unaufgeklärt sind. Daher mußte ich in den beiden ersten Auflagen des Lehrbuches hervorheben, daß unser Verständnis der Histogenese beider Gewebe noch im Werden begriffen sei, daß die Darstellung nicht etwas Abgeschlossenes bieten könne, sondern in vieler Hinsicht den Charakter des Provisorischen an sich trage. Seitdem ist auf diesem Gebiete ein wesentlicher Fortschritt herbeigeführt worden. Dank den Untersuchungen von HATSCHEK und RABL, von RÜCKERT, ZIEGLER, VAN WIJHE und SCHWINCK haben wir über die Entstehung der Bindesubstanzen genauere Aufschlüsse erhalten, dagegen ist die Frage nach dem Ursprung der Gefäßendothelien und des Blutes eine minder geklärte. Dies bestimmt mich, im folgenden beide Fragen getrennt zu behandeln.

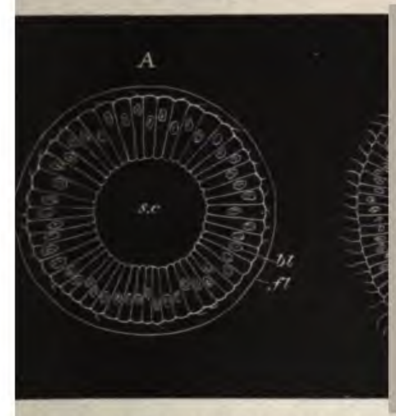
a) Die Entstehung der Bindesubstanzen.

Ehe wir mit den komplizierteren Verhältnissen der Wirbeltiere beginnen, wird es gut sein, uns zuvor mit einem einfacheren Fall aus der Entwicklung wirbelloser Tiere bekannt zu machen.

Bei Cölenteraten und Echinodermen bildet sich zwischen den aus Epithelzellen zusammengesetzten Keimblättern ein Stützgewebe aus. Es besteht aus einer homogenen Gallerte, in welche einzelne isolierte, kugelige oder sternförmige Zellen, die vermöge amöboider Bewegung ihren Ort verändern können, eingebettet sind.

Das Gallertgewebe entwickelt sich meist sehr frühzeitig, bei den Echinodermen z. B. schon auf dem Keimblasenstadium (Fig. 299). Es wird bei ihnen zuerst in den Hohlraum der Keimblase (*A*) eine homogene, weiche Substanz, der Gallertkern (*sc*), von den Epithelzellen ausgeschieden. In ihn wandern dann aus dem Epithel, und zwar aus dem bestimmten Bezirk, welcher bei der Gastrulabildung als inneres Keimblatt (*hy*) eingestülpt wird (Fig. 299 *B*), mehrere Zellen (*ms*) ein-

ihren epithelialen Charakter verlieren und nach Art von Lymph-
n Fortsätze ausstrecken. Sie verbreiten sich bald als Wander-
rall in der Gallerte.
dem Gastrulastadium und später stellt die zellenhaltige Gallerte
dem äußeren und dem inneren Keimblatt eine dritte Schicht
ie sich in histologischer Hinsicht von den epithelialen Grenz-
interscheidet und nach der oben gegebenen Definition, nach
inter Keimblatt nur eine Lage von epithelial angeordneten,
rfläche begrenzenden Embryonalzellen verstehen, nicht als
res Keimblatt bezeichnet werden darf. Die Gallertschicht
rodukt der Keimblätter, welches von ihnen durch den
esenchym oder Zwischenblatt unterschieden werden mag.
nal gebildet, wächst das Mesenchym als selbständiges Ge-
ter, indem die auf einem bestimmten Entwicklungsstadium
die Gallerte eingewanderten Zellen, die man auch die Mesen-
me nennen kann, sich durch Teilung ununterbrochen ver-
n. Bei seinem Wachstum dringt hierbei das Mesenchym in
en hinein, welche entstehen, wenn die beiden Grenzblätter,



vei Entwicklungsstadien von Holothuria tubulosa, im optischen Querschnitt. NKA aus BALFOUR.) *A* Keimblase am Ende der Furchung. *B* Gastrula- *r* Mikropyle, *fl* Chorion; *sc* Furchungshöhle, in welche frühzeitig Gallerte ern abgeschieden wird; *bl* Keimblatt (Blastoderm); *ep* äußeres, *hy* inneres, *ms* vom inneren Keimblatt abstammende, amöboide Zellen; *ae* Urdarm.

vielen Cölenteraten geschieht, durch Faltenbildung und Aus-
die kompliziertesten Formen bedingen; es gibt überall eine
und Stütze für die aufliegenden Epithelzellen ab. Hierbei
inzelne Mesenchymzellen als einfache Ernährungszellen der
ubstanz auch ihren ursprünglichen histologischen Charakter
. So scheiden sie hier und da auf ihrer Oberfläche kontraktile
ab und werden, wie bei Ctenophoren und Echinodermen zu
n ist, zu glatten Muskelzellen, die an beiden Enden entweder
ine Spitze auslaufen oder, was bei Wirbellosen noch häufiger
t, sich in mehrere feine Ausläufer teilen.
ähnlicher Prozeß, wie wir ihn eben kennen gelernt haben,
h bei den Wirbeltieren, nachdem die vier Keimblätter an-
rden sind, zur Entstehung eines stützenden und die Spalten
den Keimblättern ausfüllenden Gewebes, welches in morpho-

logischer und physiologischer Hinsicht dem Mesenchym der wirb[...]
losen Tiere entspricht.

Das geeignete Objekt, an welchem sich die Entstehung der Bind[...]
substanzen am besten verfolgen läßt, scheinen Selachierembryon[...]
zu sein, da bei ihnen Mesenchym sowohl sehr frühzeitig als auch se[...]
reichlich auftritt. Sein Ursprung geht von verschiedenen Stellen a[...]

Fig. 300. Fig. 301.

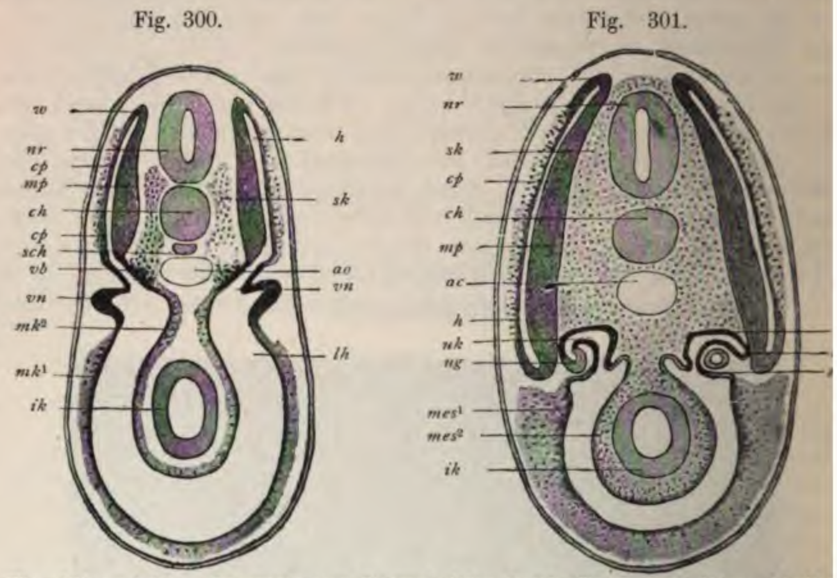


Fig. 300 und 301. **Schemata von Querschnitten durch jüngere und ältere Selachier-embryonen zur Veranschaulichung der Entwicklung der hauptsächlichsten Produkt[e] des mittleren Keimblattes.** Mit einigen Abänderungen nach Wijhe.

Fig. 300. **Querschnitt durch die Gegend der Vorniere von einem Embryo, bei welche[m] die Rückensegmente** (*mp*) **in Begriff stehen, sich abzuschnüren.**

Fig. 301. **Querschnitt durch einen etwas älteren Embryo, bei welchem sich die Rücken-segmente eben abgeschnürt haben.**

nr Nervenrohr; *ch* Chorda; *ao* Aorta; *sch* subchordaler Strang; *mp* Muskelplatte d[es] Rückensegments; *w* Wachstumszone, an welcher die Muskelplatte in die Cutisplat[te] (*cp*) umbiegt; *cp* Cutisplatte; *vb* Verbindungsstück des Rückensegments mit der Leibe[s]-höhle, aus welchem sich u. a. die Urnierenkanälchen (301 *uk*) entwickeln; *sk* skelet[o]-genes Gewebe, das durch Wucherung aus der medianen Wand des Verbindungsstück[s] *vb* entsteht; *vn* Vorniere; *mk*[1] parietales, *mk*[2] viszerales Mittelblatt, aus deren Wa[n]-dungen sich Mesenchym entwickelt; *lh* Leibeshöhle; *ik* Darmdrüsenblatt; *h* Höh[le] des Rückensegments; *uk* Urnierenkanälchen, aus dem Verbindungsstück *vb* d[es] Schema 300 entstanden. *uk*[1] Stelle, wo sich das Urnierenkanälchen vom Rücke[n]-segment abgelöst hat; *ug* Urnierengang, mit dem sich rechterseits das Urniere[n]-kanälchen verbunden hat; *tr* Verbindung des Urnierenkanälchens mit der Leibeshöh[le] (Nierentrichter); *mes*[1], *mes*[2] Mesenchym, das aus dem parietalen und viszeralen Mitt[el]-blatt entstanden ist.

So wurde schon im siebenten Kapitel (S. 250) eine Zellenschic[ht] erwähnt, welche im vorderen Bezirk an sehr jungen Keimhäuten beo[b]-achtet und vielfach unter dem Namen Dotterentoderm (Ziegler) b[e]-schrieben wird (Fig. 256 *ms*). Sie scheint vom vorderen Keimrand h[er] Zellenmaterial zu ihrem Wachstum geliefert zu erhalten, wenn sich d[as] Blastoderm immer weiter über den Dotter ausbreitet. Nach den A[n]-gaben von Ziegler soll ein Teil dieser Schicht in ein Netzwerk v[on] verzweigten Zellen, in eine Art von Mesenchym, übergehen. Leic[ht]

fehlt zurzeit immer noch eine zusammenfassende, vergleichend embryologische Untersuchung, welche über die Gewebsdifferenzierungen im vorderen, vor dem Embryo gelegenen Bezirk der Keimhaut Klarheit verbreitet.

Der unstreitig wichtigste Mutterboden für die mesenchymatösen Gewebe ist das mittlere Keimblatt. Zur Zeit, wo die Rückensegmente (Fig. 300 u. 302) noch mit den Seitenplatten, in denen die Leibeshöhle sichtbar geworden ist, nach abwärts zusammenhängen, tritt eine Zellenwucherung an der unteren Grenze des Rückensegments auf, an der Stelle, welche der Chorda zugekehrt ist (Fig. 302). Sie wird gewöhnlich als Sklerotom bezeichnet. Sie enthält am Anfang eine kleine Ausstülpung der Leibeshöhle.

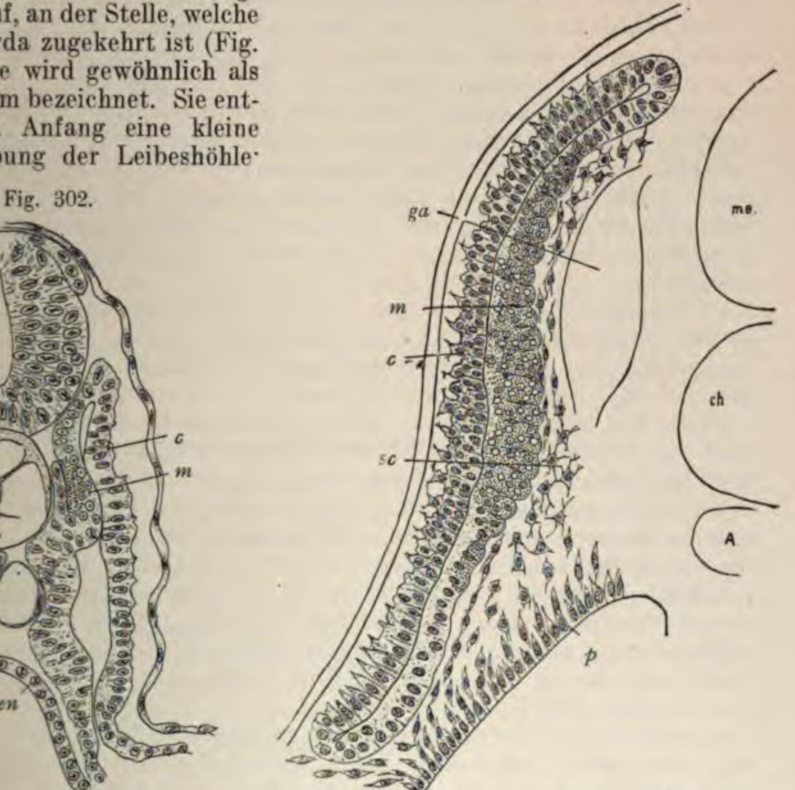


Fig. 302. **Querschnitt durch die vordere Rumpfgegend eines Pristiurusembryo mit 34 Rückensegmenten.** Nach RABL. *m* Muskelplatte; *c* Coriumplatte; *sc* Sklerotom; *me* Medullarrohr; *ch* Chorda; *hc* Hypochorda; *en* Entoderm; *A* Aorta.

Fig. 303. **Querschnitt durch das fünfte linke Rückensegment eines Torpedoembryos von 15 mm Länge.** *sc* axiales Gallertgewebe; *ga* Spinalganglion; *p* Somatopleura; *m* Muskelplatte, *c* Coriumplatte; *me* Medullarrohr, *ch* Chorda; *A* Aorta.

An dem so gekennzeichneten und von der Umgebung abgegrenzten, kleinen Bezirk, welcher sich an jedem Rückensegment wiederholt, scheiden Zellen (Fig. 300 *sk*) einzeln aus dem epithelialen Verbande aus, entfernen sich durch aktive Bewegungen von ihrem Ursprungsort, wie die Mesenchymzellen bei wirbellosen Tieren, und breiten sich in dem Zwischenraum aus, der auf der einen Seite von der medialen Wand (*mp*) des Rückensegments, auf der anderen Seite von Chorda (*ch*) und Nervenrohr (*nr*) begrenzt wird.

Bei ihrem Auftreten werden die amöboiden Zellen nur durch geringe Mengen von Zwischensubstanz getrennt; sie nehmen an Zahl rasch zu und drängen dadurch Chorda, Nervenrohr und Rückensegmente, die sich bald nach der ersten Entstehung des Mesenchyms von den Seitenplatten abgetrennt haben, noch weiter auseinander (Fig. 301 u. 303). Die segmentale Anordnung, welche die Wucherungen bei ihrem allerersten Auftreten erkennen lassen, schwindet sehr früh, indem sie bei ihrer Ausbreitung zu einer zusammenhängenden Schicht zusammenfließen.

Das zu beiden Seiten der Chorda aus dem mittleren Keimblatt hervorwuchernde Mesenchym gibt die Grundlage für das gesamte Achsenskelett ab; es liefert das skelettbildende (skeletogene) Gewebe, indem die linker- und rechterseits entstandenen Massen sich entgegenwachsen und verschmelzen. Wie die Fig. 301 zeigt, schiebt sich das Mesenchym (*sk*) dorsal und ventral um die Chorda (*ch*) herum und umhüllt sie allerseits mit einer immer dicker werdenden, bindegewebigen Scheide. In derselben Weise schließt es ringsum das Nervenrohr (*nr*) ein und bildet die Membrana reuniens superior der älteren Embryologen, die Grundlage, aus der sich späterhin die bindegewebigen Hüllen des Nervenrohrs und die Wirbelbogen mit ihrem Bandapparat differenzieren.

Ähnliche Verhältnisse wie bei den Selachiern lassen sich auch, obwohl weniger deutlich, bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren beobachten; sie sind schon von Remak, Kölliker u. a. beschrieben und mit der Entstehung der Wirbelsäule in Zusammenhang gebracht worden. Die Rückensegmente, welche ursprünglich solid sind, bekommen bald eine kleine Höhle (Fig. 315), um welche herum die Zellen zu einem geschlossenen Epithel angeordnet sind. Dann beginnt ein nach unten und medial gelegener Teil der Segmentwandung außerordentlich lebhaft zu wuchern und eine Masse embryonaler Bindesubstanz zu liefern, die sich in der oben beschriebenen Weise um Chorda und Nervenrohr ausbreitet. Aus dem nicht mit in Wucherung geratenen, dorsal und lateral gelegenen Teil des Rückensegmentes (Fig. 315 *ms*), das späterhin seine Höhlung wieder einbüßt, geht vorzugsweise die Anlage der Rumpfmuskulatur hervor. Dieser Teil wird daher jetzt als Muskelplatte (*ms*) unterschieden.

Eine Entstehung von Mesenchym findet außer an den Rückensegmenten noch an drei anderen Stellen des mittleren Keimblattes statt, am Darmfaserblatt, am Hautfaserblatt und endlich noch an derjenigen Wand der Rückensegmente, welche der Epidermis zugekehrt ist und den Namen der Cutisplatte von Rabl empfangen hat. Die Verhältnisse sind auch hier wieder am besten bei den Selachiern zu verfolgen.

Vom Darmfaserblatt, das auf früheren Stadien teils aus kubischen, teils aus zylindrischen Zellen zusammengesetzt ist (Fig. 300 mk^2), wandern einzelne Zellen aus und verbreiten sich auf der Oberfläche des Darmdrüsenblattes; sie finden sich an Stellen, wo weit und breit kein Gefäß zu bemerken ist. Sie liefern das immer reichlicher werdende Darmmesenchym, welches sich später teils in Bindegewebe, teils in die glatten Muskelzellen der Tunica muscularis umwandelt (Fig. 301 mes^2).

Ähnliches wiederholt sich am Hautfaserblatt. Auswandernde Zellen erzeugen zwischen Epithel der Leibeshöhle und der Epidermis eine Zwischenschicht von Mesenchymzellen (Fig. 300 mk^1, 301 mes^1, 303 *p*)-

Ein wichtiger Ort für die Erzeugung von Bindegewebe ist endlich noch die Cutisplatte, d. h. die an die Epidermis angrenzende Epithelschicht des ursprünglichen Rückensegmentes (Fig. 300 *cp* u. 303 *c*). Der Prozeß erfolgt hier später, als an den anderen namhaft gemachten Orten, und beginnt mit einer lebhaften Zellenwucherung, die allmählich zu einer vollständigen Auflösung der Epithellamelle führt. „Die Auflösung geht", wie RABL bemerkt, „in der Weise vor sich, daß die Zellen, die bisher einen epithelialen Charakter zeigten, sich voneinander trennen und dadurch ihren epithelialen Charakter verlieren." Von diesem Teil des Mesenchyms ist wahrscheinlich die Lederhaut abzuleiten.

Daß die zwischen den Epithellamellen zerstreuten Mesenchymzellen Ortsveränderungen in höherem Maße nach Art der Wanderzellen ausführen können, zeigt wohl am schönsten die Untersuchung durchsichtiger Knochenfischembryonen. „Man sieht deutlich", so schildert WENKEBACH, „wie die Zellen selbständig mittels amöboider Bewegungen und oft außerordentlich langer, protoplasmatischer Fortsätze sich im Körper des Embryos und auf dem nicht mit Entoderm umkleideten Dotter bewegen und nach bestimmten Stellen kriechen, als handelten sie mit Wille und Bewußtsein." Vermöge dieser Eigenschaft dringen die Mesenchymzellen aktiv in alle größeren und feineren Spalträume hinein, die zwischen den Keimblättern und den aus ihnen entstandenen Organanlagen vorhanden sind. Überall bilden sie zwischen denselben eine Füll- und Bindemasse, welche später als Träger der Blut- und Lymphbahnen, sowie der Nerven noch eine erhöhte Bedeutung gewinnt.

b) Die Entstehung der Gefäßendothelien und des Blutes.

Die Frage nach dem Ursprung der in der Überschrift aufgeführten Gewebe ist eine der unklarsten auf dem Gebiete der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Gerade die Forscher, welche in jüngster Zeit mit den zuverlässigsten Methoden den Gegenstand aufzuklären versucht haben, stehen nicht an, die Unsicherheit in der Deutung der sich ihnen darbietenden Befunde hervorzuheben. Selbst das niederste Wirbeltier, welches sich durch die größere Einfachheit seines Baues und durch leichtere Verständlichkeit aller Entwicklungsprozesse auszeichnet, der Amphioxus lanc., hat uns bei dieser Frage im Stiche gelassen. Denn der beste Kenner der Amphioxusentwicklung, HATSCHEK, bezeichnet die Blutgefäße als das einzige Organsystem, über dessen Herkunft er nicht habe ins klare kommen können. Auch RÜCKERT, welcher auf ein gründliches Studium der einschlägigen Literatur gestützt im Verein mit MOLLIER die Entwicklung des Blutes und der Gefäße durch die ganze Reihe der Wirbeltiere hindurch, wie es in so umfassender Weise noch nie geschehen ist, untersucht hat, klagt über die widerspruchsvollen Beobachtungen, die einer einheitlichen Auffassung zu spotten scheinen. „Nur eins", fügt er hinzu, „machen sie vollkommen verständlich, nämlich die Tatsache, daß über die Abstammung des Blutes und der Gefäße in der Literatur so diametral entgegengesetzte Anschauungen herrschen."

Bei dieser Sachlage ist es zurzeit ohne größere Ausführlichkeit, welche dem Plan des Lehrbuchs zuwiderlaufen würde, nicht möglich, einen kurzen zusammenfassenden Überblick über das besonders schwierige Thema zu geben. Ich verweise daher die Leser, welche sich genauer über die Ergebnisse der bisher ausgeführten Untersuchungen auf diesem

Gebiet unterrichten wollen, auf die ausgezeichnete, auf eigene Beobachtungen gegründete, ausführliche Darstellung von der Entwicklung des Blutes und der Gefäße im Handbuch der vergleichenden Entwicklungslehre aus der Feder der Herren RÜCKERT und MOLLIER. In Anlehnung an ihre Bearbeitung werde ich mich daher hier darauf beschränken, einige der wichtigsten Ergebnisse zusammenzustellen mit dem Vorbehalt, daß weitere Untersuchungen an vielleicht geeigneteren Studienobjekten noch diese oder jene Berichtigung und Ergänzung später notwendig machen werden. Ich schicke eine kurze Zusammenstellung verschiedener Ansichten voraus, welche bisher über die Entstehung der Gefäße und des Blutes in der Literatur häufiger geäußert worden sind.

Nach einer Auffassung entwickeln sich die Gefäßhohlräume aus Spaltlücken, welche bei der Anlage des Mesenchyms zwischen den Keimblättern frei bleiben. Eine Abgrenzung erhalten diese Räume dadurch, daß benachbarte Mesenchymzellen sie einzuscheiden beginnen und sich zu einem Gefäßendothel aneinander legen. „Das Blutgefäßsystem und das Lymphgefäßsystem", bemerkt ZIEGLER, „gehen in der ersten Anlage aus Resten der primären Leibeshöhle (Zwischenraum zwischen den primären Keimblättern) hervor, welche, bei der allgemeinen Ausbreitung des Bildungsgewebes (Mesenchyms) zurückbleibend, als Gefäße, Lakunen oder Interstitien von demselben umschlossen und in dasselbe aufgenommen werden." Die geformten Elemente entstehen an einzelnen Stellen der Blutbahn durch Wucherung und Ablösung von Zellen des Mesenchyms. So hält BONNET auch in der neuen Auflage seines Lehrbuches an der von vielen anderen Forschern abweichenden Ansicht fest, daß die ersten roten Blutzellen des Embryos von den Endothelzellen der Gefäße (den Angiothelien) durch indirekte Teilung produziert werden.

Nach einer zweiten Ansicht bilden sich die Gefäße in der Weise, daß sich im Mesenchymgewebe Zellen in Reihen aneinander legen, und daß sich die Zellstränge im Innern aushöhlen, wobei die oberflächlichsten Zellen die Endothelwand liefern, während die übrigen Zellen zu Blutkörperchen werden. Die Blutgefäße sind daher nichts anderes als nachträglich im Mesenchymgewebe durch Vermittlung der Zellen desselben entstandene Hohlraumbildungen. Beide Ansichten stimmen darin überein, daß sie die Gruppe der Bindesubstanzen und das Blut in einen genetischen Zusammenhang bringen und das letztere als Umbildungsprodukt des Mesenchyms erscheinen lassen.

Im Gegensatz hierzu nehmen viele Forscher einen getrennten Ursprung einerseits für die Bindesubstanzen, andererseits für das Blut an. Im einzelnen fallen auch ihre Angaben wieder verschieden aus. Nach einer Ansicht soll das Gefäßendothel aus Zellen des Darmdrüsenblattes hervorgehen; es soll sich aus ihnen, vielleicht durch Abschnürung, ein Endothelsäckchen bilden und eine selbständige Anlage darstellen, welche durch Sprossenbildung den Gefäßbaum aus sich hervorwachsen läßt.

Nach einer anderen Ansicht, die mir auf guten Beobachtungen zu beruhen scheint, nehmen die Blutkörperchen aus Zellen des inneren Keimblattes ihren Ursprung; sie sind auf Teilung von Dotterzellen zurückzuführen, während die Gefäßwand durch Umscheidung von Mesenchymzellen um sie zustande zu kommen scheint.

Noch andere Verschiedenheiten bei der Darstellung der Blutgenese ergeben sich daraus, daß die erste Anlage der Blutbahn bald in einen

beschränkten Bezirk des Keims, bald an mehrere Stellen verlegt wird. So wurde von einigen Forschern wie HIS, KÖLLIKER usw. für die meroblastischen Eier der Vögel der dunkle Fruchthof als der Ort bezeichnet, wo sich zuerst Gefäße und Blut bilden. Von hier aus sollen sie in den eigentlichen embryonalen Körper erst hineinwachsen. Das Gegenteil wird von den Knochenfischen berichtet, bei denen die ersten Gefäße (Herz, Aorta, Kaudal- und Subintestinalvene nebst Blutkörperchen) im embryonalen Körper selbst am frühzeitigsten entstehen, während sie auf dem Dotter erst später in die Erscheinung treten. Nach neueren Untersuchungen ist es für die Amnioten immer wahrscheinlicher geworden, daß, wie es für die Selachier zuerst durch RÜCKERT nachgewiesen wurde, ihre Gefäße sowohl im dunklen Fruchthof als im embryonalen Körper an Ort und Stelle entstehen.

Nach dieser kurzen Übersicht teile ich aus dem reichhaltigen Beobachtungsmaterial das Wichtigste mit und bespreche zuerst die Frage nach dem Keimblatt, von welchem das Zellenmaterial für die Blutbildung abstammt, alsdann die Entwicklung der Blutgefäße und die erste charakteristische Anordnung, welche sie auf dem Dottersack bei den Amnioten eingehen.

1. Sorgfältige Beobachtungen, die von zahlreichen Forschern (GÖTTE, SCHWINCK, MAURER, KOLLMANN, SWAEN, BRACHET, MOLLIER, RÜCKERT u. a.) an Vertretern verschiedener Wirbeltierklassen gemacht worden sind, scheinen mir dafür zu sprechen, daß das Entoderm der ursprüngliche Mutterboden für die zelligen Elemente des Blutes ist. Auf verhältnismäßig frühen Stadien der Keimblattbildung lassen sich an genau zu bestimmenden Bezirken Zellgruppen beobachten, die durch Wucherung vegetativer Zellen im Bereich des inneren Keimblattes entstanden und als die ersten Blutkörperchen zu bezeichnen sind. Indem sie sich später von ihrem Mutterboden ablösen, werden sie mit in das mittlere Keimblatt aufgenommen, so daß sie von da ab als zu ihm gehörig erscheinen.

Am leichtesten ist der entodermale Ursprung des Blutes bei den holoblastischen Eiern der Cyclostomen und Amphibien (GÖTTE, SCHWINCK, MAURER, BRACHET, MOLLIER usw.) zu erkennen. An der ventralen Seite des Haufens der Dotterzellen, die in den Urdarm aufgenommen sind, vermehren sich einzelne durch Teilung und erzeugen Gruppen kleinerer Zellen, welche zu Blutkörperchen werden. In ihrer Gesamtheit bilden sie einen vor der ventralen Urmundlippe gelegenen unpaaren Zellenstrang, die Blutinsel, die sich nach vorn gabelt. Von zwei Querschnitten durch einen Tritonembryo mit 20 Rückensegmenten zeigt uns der eine (Fig. 304) den kaudalen hinteren Abschnitt, der zweite (Fig. 305) die Trennung in zwei Äste. Nach dem Ektoderm zu wird die Blutinsel noch von einer dünnen Lage des mittleren Keimblattes (*vem*) bedeckt.

Für die Ableitung der Blutinsel aus sich teilenden Dotterzellen führen BRACHET und MOLLIER als Beweis auch die Tatsache an, daß Zellenhaufen der Blutinseln oft in tiefen Gruben des Dotters eingelagert sind und daß daher ihre Entstehung aus dem Mesoderm bei dieser Lage unmöglich erscheint. „Die Zellgruppen, die am Dotter liegen", bemerkt MOLLIER, „sind wie früher von diesem stellenweise nicht abgrenzbar. Manchmal erscheinen sie so tief in demselben eingegraben, daß sie fast ihren Zusammenhang mit dem Zellenstrang verloren zu

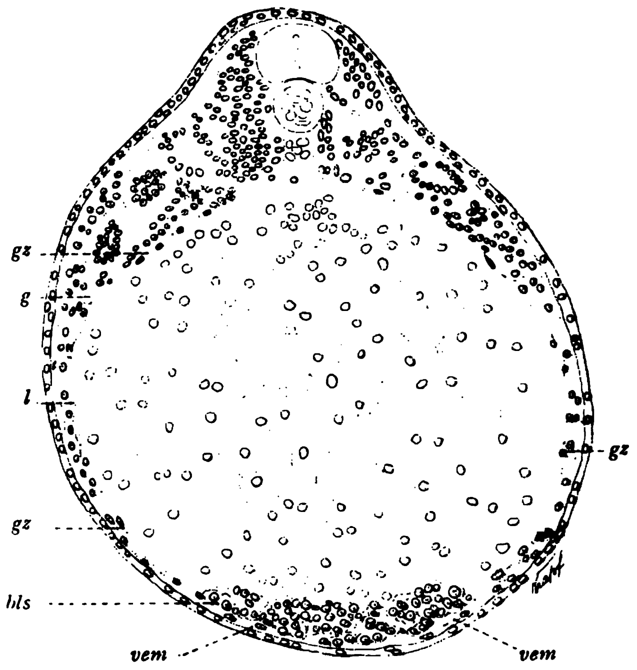


Fig. 304. **Querschnitt durch einen Embryo von Triton mit 20 Rückensegmenten** MOLLIER (weiter kaudal als in Fig. 305). *g* Gefäße; *gz* Gefäßzellen; *l* Lakunen ventralen Mesoderm; *bls* Blutzellenstrang; *vem* ventrales Mesoderm.

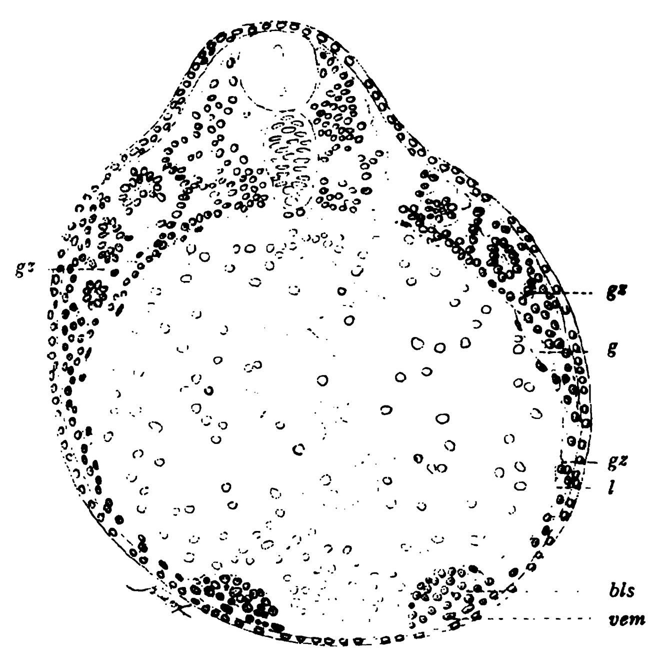


Fig. 305. **Querschnitt durch einen Embryo von Triton mit 20 Rückensegmenten.** MOLLIER. *gz* Gefäßzellen; *g* Gefäße; *l* Lakunen; *vem* ventrales Mesoderm; *bls* pa: Schenkel des Blutzellenstranges.

haben scheinen, und einzelne Stellen geben Bilder, welche den Gedanken an eine Zellabgabe von Seite des Dotters geradezu aufdrängen."

An derselben Stelle wie bei den Amphibien findet auch bei den Cyclostomen die erste Entstehung von Blutzellen statt (GÖTTE, MOLLIER usw.). Auf diese Befunde gestützt, halten sowohl MOLLIER wie RÜCKERT es für ziemlich sicher, daß die erste Blutzellenmasse direkt aus dem dotterreichen Teil des inneren Keimblattes an der Ventralseite des Eies hervorgeht.

Auf größere Schwierigkeiten stößt die Untersuchung der Blutbildung bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren. Da diese viele gemeinsame Züge darbieten, lege ich die am häufigsten untersuchten Verhältnisse beim Hühnerembryo der Beschreibung zugrunde. Hier beginnt die Blutbildung gleichfalls außerordentlich frühzeitig, schon in der Periode, in der eben der Primitivstreifen mit der Primitivrinne sichtbar geworden ist, und zwar beginnt sie außerhalb der eigentlichen Embryonalanlage im Bereiche des dunklen Fruchthofes. Schon durch das Studium gefärbter und ungefärbter Flächenpräparate von Keimhäuten, die in der üblichen Weise von der Dotterkugel abgehoben sind, kann man sich über wichtige Verhältnisse in lehrreicher Weise orientieren. Wie Fig. 306 zeigt, beginnt die Blutbildung hinter dem Kaudalende des hier verbreiterten Primitivstreifens in einem kleinen Bezirk der Area opaca. Unter dem äußeren Keimblatt ist eine hufeisenförmig gebogene Reihe schwach dunkler, vorerst noch ziemlich verwaschener Flecken sichtbar geworden. Es sind die ersten Blutinseln; auf späteren Stadien erhalten sie, wenn sich in den kleinen, dicht zusammengedrängten Zellen Hämoglobin bildet, eine rötliche Farbe und fallen dadurch auch in der frisch präparierten Keimhaut dem Beobachter sofort auf.



Fig. 306. **Keimhaut eines Hühnchenembryos mit Primitivstreifen und einem kleinen Bezirk von Blutinseln an seinem kaudalen Ende.** Nach RÜCKERT.

In entsprechender Weise beginnt die Blutbildung hinter der Primitivplatte und dem Prostoma der Reptilien und ebenso hinter dem Primitivstreifen der Säugetiere. Da nun der Primitivstreifen dem Urmund der Cyclostomen und Amphibien entspricht, ist der Beweis geführt, daß bei den Amnioten das Blut sich an dem gleichen Ort, d. h. in der Nähe der ventralen Urmundlippe, am frühzeitigsten zu entwickeln beginnt.



Fig. 307. **Keimhaut eines Hühnerembryos mit langem Kopffortsatz, noch ohne Rückensegmente.** Vor dem Primitivstreifen sind außerdem die Chordaanlage und schwach ausgebildete Medullarfalten, ferner die vordere Grenzrinne mit Kopffalte, hinten der Halbbogen der Blutinseln zu sehen. Nach RÜCKERT.

An etwas älteren Keimhäuten vom Huhn breitet sich der Bezirk der Blutbildung von der engbegrenzten Gegend hinter dem Primitivstreifen allmählich im Bogen weiter nach vorn aus, sich immer nahe der Grenze des hellen Fruchthofes haltend. Immer zahlreicher werden die kleinen, zackigen, jetzt schwach rötlich gefärbten Blutinseln, indem sich zu den alten neue nach vorn zu anfügen. So sehen wir in der Fig. 307, welche eine Hühnchenkeimhaut auf einem älteren Stadium darstellt, den Primitivstreifen, von dem nach vorn aus ein langer Kopffortsatz

en ist, bis zu seinem vorderen Ende von einem nach vorn offenen
en von Blutinseln umgeben.
einem noch etwas älteren Vogelembryo, bei dem sich in der
ıalanlage die Medullarrinne und sieben Paare von Rücken-
n gebildet haben (Fig. 308), hat sich der blutbildende Bezirk
r nach vorn, zugleich aber auch mehr seitwärts in die Breite
rt. Der Halbbogen der Fig. 307 ist schon fast zu einem Ring
en, in dessen Mitte der sich immer weiter differenzierende
ale Körper liegt. Zugleich beginnt sich, wie bei fast allen Am-
er blutbil-
ezirk nach
härfer ab-
n. Es ge-
dies da-
laß mitt-
aus den
n Gefäße
sonderer
g, wie spä-
i genauer
en werden
ntstanden
Die Blut-
aber sind
tig unter-
zu einem
Netzwerk
ngetreten,
es wieder
ch außen
n breiten,
Kreis be-
den Rand-
ena oder
erminalis)
auf.
ch außen
Sinus ter-
bildet sich
n Dotter
mehr und
lutgefäß.
er breiten
die beiden
Keimblätter lateralwärts noch weiter über den Dotter aus,
hn ganz umwachsen haben.

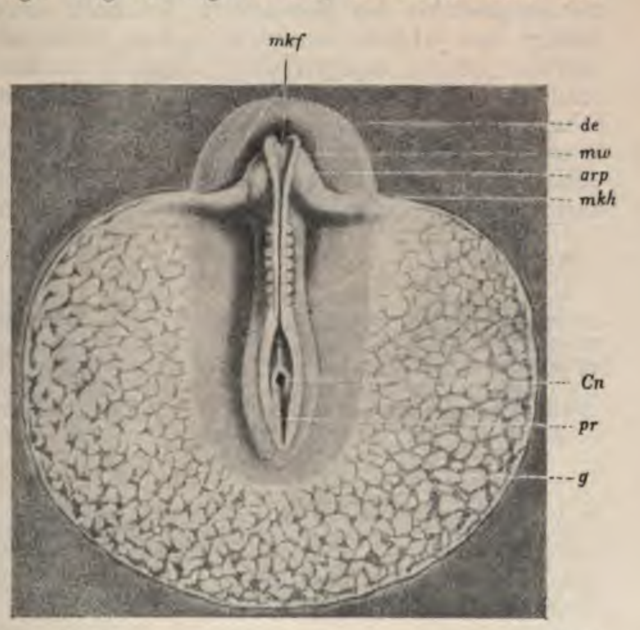


Fig. 308. **Embryo mit 6—7 Rückensegmenten vom Albatroß (Diomedea immutabilis Rotsch) bei auffallendem Lichte. Noch der ganze vordere Teil des Blastoderms ist frei vom mittleren Keimblatt. Die Mesodermhörner oder -flügel stehen noch weit nach hinten; von dem Einsinken des Kopfes und dem Erheben der Amnionfalte ist nur eine schwache Andeutung zu bemerken.** Nach SCHAUINSLAND. *mkf* mittelblattfreie Partie des Blastoderm (Proamnion); *arp* Area pellucida; *de* das jenseits der letzteren gelegene, vom mittleren Keimblatt noch nicht umwachsene Dotterentoderm; *mkh* Mesodermhörner oder -flügel; *mw* Medullarwülste; *pr* Primitivrinne; *Cn* eine am vorderen Ende derselben gelegene Vertiefung (der spätere Canalis neurentericus); *g* Anlagen von Blut und Gefäßen.

r müssen daher jetzt am dunklen Fruchthof (Fig. 308) zwei
ige Bezirke unterscheiden, den Gefäßhof und den Dotter-
e Area vasculosa und die Area vitellina. Da außer-
helle Fruchthof nach wie vor zu erkennen ist, da er nur von
zum Embryo führenden Hauptgefäßstämmen durchsetzt wird,
der embryonale Körper im ganzen von drei Zonen oder Höfen
yonalen Teiles der Keimblätter umschlossen.

Über die wichtige Frage, von welchem der Keimblätter die embryonalen Blutkörperchen abstammen, können nur Querschnitte durch die geeigneten Entwicklungsstadien an passenden Objekten Auskunft geben. Die Untersuchung sowohl als die richtige Interpretation der Befunde ist mit großen Schwierigkeiten verknüpft. Daher bietet sich uns beim Einblick in die Literatur der letzten Jahrzehnte ein unsicheres Hin- und Herschwanken der Meinungen dar. Während ein Teil der Forscher das Entoderm als den Mutterboden für die Erzeugung der Elemente des Blutes betrachtet, beschreiben sie andere als Differenzierungsprodukte des Mesoderms. Ich halte die erste Ansicht für die richtige und erblicke besonders in dem Keimwall der meroblastischen Eier das Gebiet, welches, wenn ich einen Ausdruck von Rückert gebrauche, die Potenz der Blutbildung besitzt. So zeigt uns ein Querschnitt (Fig. 309) durch das hintere Ende eines Primitivstreifens, der in seinem Alter demjenigen der Fig. 306 entspricht, wie die kleinzellige Schicht (*bi*), die sich unter dem stark verdünnten äußeren Keimblatt ausbreitet, mit dem Nahrungsdotter, der von zahlreichen Kernen durch-



Fig. 309. **Querschnitt aus dem hinteren Abschnitt der Area opaca eines Hühnerembryos** **Fig. 306.** Nach Rückert. *ec* Ektoderm; *m* Mesoderm; *bi* junge Blutanlage (als Zellplatte); *kw* Keimwall.

setzt ist, untrennbar zusammenhängt. Aus ihr aber gehen die Blutinseln hervor, indem, wie Übergangsbilder lehren, sich einzelne Zellhaufen schärfer abgrenzen, den Zusammenhang mit dem Dotterentoderm verlieren und sich dem mittleren Keimblatt hinzugesellen, wenn es sich in dieser Gegend als deutlich gesonderte Schicht ausbreitet.

Auch auf späteren Stadien findet man in ähnlicher Weise wie in Fig. 309 innige Zusammenhänge der Zellgruppen, die zu Blutinseln werden, mit dem Dotterentoderm. Ein Beispiel liefern zwei Querschnitte durch die in Fig. 307 abgebildete Keimhaut eines Hühnereies. Während in der Peripherie des Schnittes (Fig. 310 *bi*) unter dem dünnen Ektoderm jüngste Zellplatten angetroffen werden, die dem zellenreichen Keimwall noch breit anhaften und sich in ihm verlieren, beginnt an anderen Stellen (Fig. 311) die ein- bis zweireihige Zellplatte (bi^1) schon besser vom Dotterentoderm abgegrenzt zu werden.

Unter Berücksichtigung derartiger Befunde sind die Angaben der Forscher, welche eine mesodermale Entstehung der Blutinseln lehren, leicht daraus zu erklären, daß sie unter Nichtbeachtung der allerfrühesten Stadien bei ihren Deutungen von älteren Befunden ausgegangen sind.

auf denen die blutbildenden Zellen sich schon von ihrem primären Mutterboden abgespalten und dem mittleren Keimblatt als ein neuer Bestandteil hinzugesellt haben.

Aus den vergleichenden Untersuchungen von RÜCKERT glaube ich das vorstehende Ergebnis, welches ja auch mit den Befunden bei Cyclostomen und Amphibien auf das Beste harmoniert, gewinnen zu müssen. RÜCKERT selbst spricht sich hierüber in folgenden zusammenfassenden Sätzen aus: „Wenn man eine jugendliche A. vasculosa des Huhns an einer Schnittserie durchmustert, so sieht man meist die Gefäßanlagen so innig mit dem Mesoderm verbunden, daß man an ihrer Zugehörigkeit zu diesem Blatt nicht zweifelt. Kaum glaubt man sich aber von ihrer mesodermalen Herkunft überzeugt zu haben, so trifft man auf ein Bild, welches ihre Abtrennung vom Entoderm ebenso klar zu demonstrieren scheint. Und verfolgt man einen Gefäßzellenzug in der Schnittserie sorgfältig über seine ganze Ausdehnung, so begegnet es einem auch wohl, daß man das eine Ende desselben in den Keimwall, das andere in das Mesoderm hinein sich verlieren sieht. Solche Zusammenhänge mit dem Entoderm sind namentlich an ganz jungen Gefäßzellengruppen zu finden (Fig. 311 *bi*²). Daß sie aber auch an schon vorgerückteren Entwicklungsstufen vorkommen, soll an dem Beispiel der Fig. 312

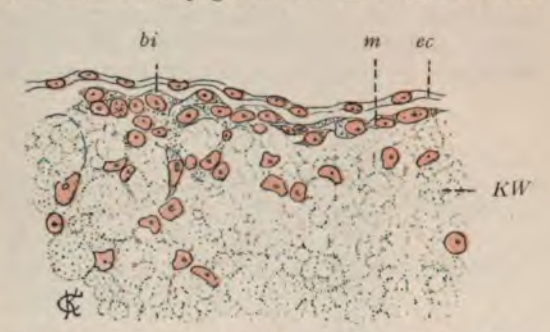


Fig. 310. **Peripherer Teil eines Querschnittes durch die Gefäßzone der Keimhaut der Fig. 307.** Der Schnitt geht durch den vordersten Teil der Gefäßzone in der Breite des vordersten Kopffortsatzendes. Nach RÜCKERT. *ec* Ektoderm; *m* Mesoderm; *bi* randständige Gefäßzellenplatte in Bildung begriffen; *KW* Keimwall.



Fig. 311. **Querschnitt neben dem Hinterende des Kopffortsatzes der Hühnerkeimhaut von Fig. 307.** Nach RÜCKERT. *bi*¹, *bi*² Blutinseln.

erläutert werden. Diese zeigt eine freie zwischen den angrenzenden Keimblättern gelegene Gefäßzellenplatte, die an ihrem rechten Ende mit zwei Zellen in den Keimwall sich verfolgen läßt. Es kann diese Anordnung wohl nicht anders gedeutet werden, als daß die letzten Zellen der Kette gerade im Begriff sind, aus dem Keimwall auszutreten oder aus ihm herausgezogen zu werden." „Ich selbst habe jenen Befunden lange ratlos und schwankend gegenübergestanden, bis ich zuerst beim Gecko und dann auch beim Huhn die allerjüngsten Gefäßzellengruppen vom übrigen Mesoderm unterscheiden gelernt hatte."

Wenn die blutbildenden Zellen sich von ihrem Mutterbod welcher, wie ich dargestellt habe, höchstwahrscheinlich das Dott entoderm ist, abgespalten und mit dem mittleren Keimblatt verbund haben, stellen sie einzelne Haufen und Stränge kleiner Zellen, Blutinseln, dar. Von ihrer Umgebung sind sie eine Zeitlang nur deutlich abgegrenzt; es fehlt ihnen noch eine eigene Gefäßwand. D selbe beginnt sich erst vom 2. Tag der Bebrütung an beim Hühnch auszubilden. Wenn die Gefäßwand sich vollständig differenziert h besteht sie aus einer einfachen Lage ganz abgeplatteter, großer Endoth zellen; daher bezeichnet man die ersten gut abgegrenzten Gefäße Embryos gewöhnlich auch als Endothelröhren (Fig. 313 *e*). Sie si



Fig. 312. **Teil eines Querschnittes durch die Area vasculosa eines Hühnerembryos sechs Rückensegmenten.** Nach RÜCKERT. *vm* Viszeralblatt des Mesoderms; *g* fäßzellenplatte; *KW* Keimwall.

im Bereich des Gefäßhofes von den Rundzellen, die später zu den B körperchen werden, prall angefüllt, so daß sie ihnen dicht auflie und nicht leicht von ihnen zu unterscheiden sind. Die Frage, w diese vasoformativen oder die Gefäßwandzellen stammen, scheint mir noch nicht mit Sicherheit feststellen zu lassen. Nach der gew lichen Darstellung sollen es die oberflächlichsten Zellen der Blutin



Fig. 313. **Querschnitt durch die Keimhaut eines Hühnerembryos mit 12 Rücke menten.** Region der kaudalen Blutinseln. *ec* Ektoderm; *pm*, *vm* parietales und zerales Blatt des Mesoderms; *c* Leibeshöhle; *e* endotheliale Gefäßwand; *v.e* visze Blatt des Mesoderms verbunden mit der endothelialen Gefäßwand; *bi* Blutin Nach RÜCKERT.

und Blutstränge selbst sein, die sich abplatten, zu einer Endothel untereinander verbinden und so als besondere Wand vom übrigen halt absetzen. Es ist aber wohl auch daran zu denken, daß sie schiedenen Ursprungs sind, und daß, wenn die Blutkörperchen Dotterentoderm in der oben dargestellten Weise abstammen, die v

formativen Zellen vom Mesoderm, und zwar von dem Bestandteil desselben geliefert werden, den wir im vorhergehenden Abschnitt als Mesenchym besonders unterschieden haben. Zugunsten dieser Ansicht lassen sich Befunde verwerten, welche man bei Teleostiern und Selachiern gemacht hat. Während bei Teleostiern das Herz und die großen Gefäße im Embryo selbst schon Endothelröhren sind und der Blutzirkulation dienen, läßt sich auch schon in der Wand des Dottersacks die Zirkulation eines zellfreien Plasma beobachten. Dieselbe erfolgt aber anfangs in wandungslosen Rinnen, die zwischen dem dünnen äußeren Keimblatt und dem Dotter mit seinem oberflächlichen Syncytium liegen. Ein Mesoderm fehlt zu dieser Zeit noch. Erst später werden diese Rinnen durch mesodermale Wanderzellen (Gefäßzellen) langsam ausgekleidet und zu einem Endothelrohr umgewandelt (MOLLIER). Ebenso ist bei den Selachiern der Randsinus der Area vasculosa bei seiner Entstehung und auch noch einige Zeit später wandungslos. Nach den Untersuchungen von RÜCKERT vollzieht sich die Endothelauskleidung der Randsinusanlage erst spät und sehr langsam durch anfangs spärliche, langausgezogene Gefäßzellen, die sich sowohl an den entodermalen Boden der Grube, als an den über der Einsenkung frei wegziehenden Mesodermstreifen anlegen. Indem sie zugleich vom Seitenrand der Grube auf die Mesodermdecke hinübergreifen, machen sie aus der frei zwischen die Keimblätter sich öffnenden Grube ein geschlossenes Rohr.

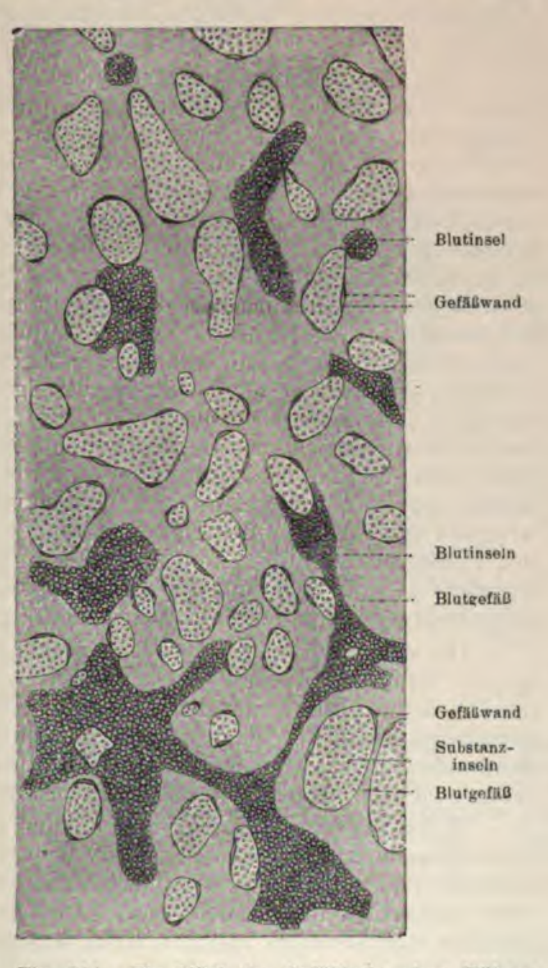


Fig. 314. **Ein Stück des Gefäßhofes eines Hühnerembryos, bei welchem 12 Rückensegmente entwickelt sind.** Nach DISSE. Man sieht das Netz der dunkler schattierten Blutbahnen, in denen die Blutinseln, die Bildungsherde der Blutkörperchen, liegen. Die hellen Lücken im Gefäßnetz, dessen Wand von platten Endothelzellen gebildet wird, sind die Substanzinseln.

RÜCKERT knüpft an diese Befunde eine, wie mir scheint, wohlberechtigte Hypothese. Nach ihr können die „Plasma führenden Rinnen an der Oberfläche des Dotters, die, wie es den Anschein gewinnt, eine

den Eiern der niederen Wirbeltiere allgemein zukommende Einrichtung darstellen, mit Rücksicht auf ihr frühzeitiges Auftreten und auf ihren einfachen, der Endothelwand entbehrenden Bau als ein provisorisches, primitives Gefäßsystem aufgefaßt werden, das vor dem Erscheinen des definitiven, aus Endothelröhren gebildeten Gefäßnetzes die Verteilung der ernährenden Flüssigkeit auf der Dotteroberfläche besorgt. Es ist gleichwertig den bei Wirbellosen vorkommenden wandungslosen Blutlakunen."

Über die weiteren Veränderungen der Gefäße auf den Anfangsstadien der Entwicklung ist nur noch weniges hinzuzufügen. Beim Hühnerembryo werden in der Area vasculosa vom Anfang des 2. Tages der Bebrütung die soliden Gefäßanlagen, die sich untereinander zu einem engmaschigen Netzwerk zwischen Darmdrüsen- und Darmfaserblatt verbunden haben, um so deutlicher, je mehr sie sich nach außen durch eine besondere Wandung abgrenzen (Fig. 314). Auch beginnen sie jetzt in ihrem Innern einen Hohlraum zu erhalten. Dieser bildet sich wahrscheinlich in der Weise, daß aus der Umgebung Flüssigkeit in die ursprünglich soliden Stränge eindringt und das Blutplasma liefert. Infolge der Aushöhlung wird der Zelleninhalt auseinander und zur Seite gedrängt; er bildet jetzt einzelne unregelmäßige Hügel von locker verbundenen, kugeligen Zellen, die Blutinseln (Fig. 314), welche der Endothelwand fest ansitzen und in das Gefäßlumen hineinragen. Die eben wegsam werdenden Gefäße sind infolgedessen sehr unregelmäßig beschaffen, indem enge und weitere, oft mit Aussackungen versehene Stellen abwechseln (Fig. 314), und indem bald die Gefäße ganz ausgehöhlte und mit Flüssigkeit gefüllte Endothelröhren darstellen, bald durch die verschieden gestalteten, von der Wand vorspringenden Zellenaggregate noch mehr oder minder unwegsam sind.

Die Zellenaggregate selbst sind nichts anderes als die Bildungsherde der geformten Bestandteile des Blutes. Es werden die kugeligen, kleinen, kernhaltigen Zellen, welche noch dunkle Dotterkörnchen einschließen, zuerst durch Auflösung der letzteren homogener, dann nehmen sie, indem sich in ihnen Blutfarbstoff bildet, eine schwach gelbliche Farbe an, die allmählich intensiver wird.

Wenn man zu dieser Zeit eine vom Dotter abgelöste Keimhaut betrachtet, so zeigt sich die Zone, in welcher die Blutbildung stattfindet, mit mehr oder minder intensiv blutrot gefärbten Flecken bedeckt, welche teils rundlich, teils länglich, teils verästelt sind und als die Blutpunkte oder Blutinseln der Keimhaut bekannt sind (Fig. 308*g* u. 314). Von diesen Bildungsherden lösen sich nun die oberflächlichen Zellen ab und geraten als isolierte rote Blutkörperchen in die Blutflüssigkeit hinein. Hier vermehren sie sich, ebenso wie in den Blutinseln, durch Teilung, wobei ihr Kern sich in die bekannten Spindelfiguren umwandelt.

Wie zuerst Remak gezeigt hat, sind Teilungen von Blutzellen beim Huhn bis zum 6. Tage der Bebrütung in großer Anzahl zu beobachten, während sie späterhin seltener werden und dann ganz verschwinden. Auch bei den Säugetieren und beim Menschen (Fol) besitzen die ersten embryonalen Blutkörperchen, welche bei den anderen Wirbeltieren, zu dieser Zeit mit einem echten Zellkern versehen sind, das Vermögen der Teilung.

In demselben Maße als sich noch weiter Blutkörperchen von ihnen ablösen, werden die Blutpunkte immer kleiner und schwinden endlich ganz; die Gefäße aber enthalten dann ohne Ausnahme anstatt einer hellen Flüssigkeit rotes, an geformten Bestandteilen reiches Blut.

Was die Lücken zwischen dem engmaschigen Gefäßnetz betrifft, so werden sie auf den frühesten Stadien seiner Entwicklung von kleinen, runden Embryonalzellen ausgefüllt, welche die Substanzinseln der Autoren bilden (Fig. 314). Sie gehören ihrer weiteren Bestimmung und wohl auch ihrer Abstammung nach zum Mesenchym des mittleren Keimblatts. Sie wandeln sich bald in embryonales Gallertgewebe um.

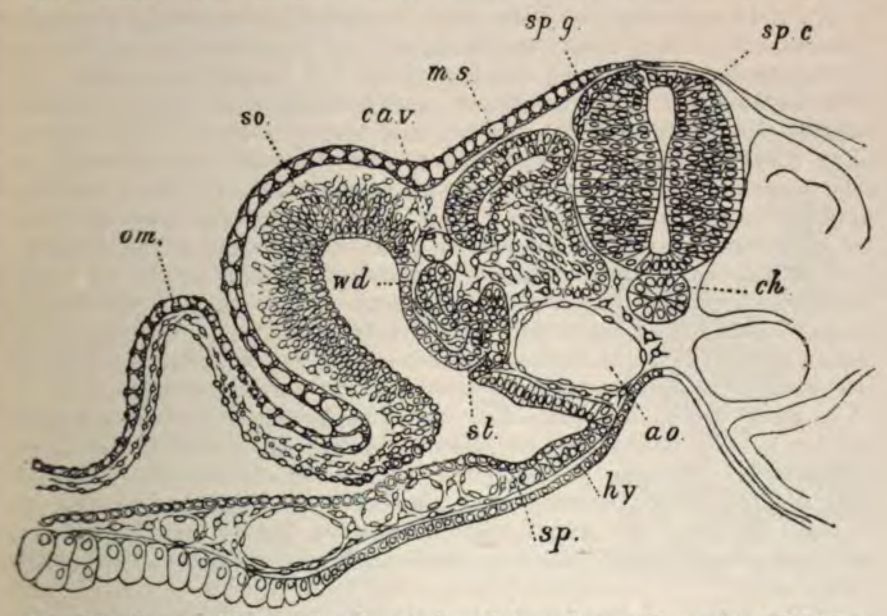


Fig. 315. **Querschnitt durch den Rumpf eines Entenembryos mit ungefähr 24 Rückensegmenten.** Nach BALFOUR. Man sieht die vier ursprünglichen Keimblätter und die aus ihnen entstandenen Organe durch geringe Mengen embryonaler, sternförmige Zellen enthaltender Bindesubstanz, in welcher zugleich die Gefäßanlagen eingeschlossen sind, voneinander getrennt. *om* Amnion; *so* Hautfaserblatt; *sp* Darmfaserblatt; *wd* WOLFFscher Gang; *sb* Urnierenkanälchen; *cav* Cardinalvene; *m.s* Muskelplatte; *sp.g* Spinalganglion; *sp.c* Rückenmark; *ch* Chorda; *ao* Aorta; *hy* inneres Keimblatt

Die zuerst kugeligen Zellen rücken unter Ausscheidung einer homogenen Zwischensubstanz weiter auseinander, sie werden sternförmig (Fig. 315 *sp*) und strecken Fortsätze aus, mit welchen sie sich zu einem in der Gallerte überall verbreiteten Netzwerk verbinden; andere legen sich den Endothelröhren der Gefäße an.

Wir haben bisher die Blutbildung im dunkeln Fruchthof verfolgt. Wie entstehen nun aber die Gefäße im embryonalen Körper selbst? Auch hier ist die Unsicherheit unseres augenblicklichen Wissens hervorzuheben, sowie die Verschiedenartigkeit der darüber gemachten Angaben.

Nach einer älteren Darstellung von HIS, dem sich KÖLLIKER anschloß, bilden sich im Embryo keine Gefäße selbständig aus, sondern nehmen von den im dunkeln Fruchthof entstandenen ihren Ursprung. Nach HIS dringt der Blutbindesubstanzkeim, eine ursprünglich peri-

phere Anlage, zuerst vom dunkeln in den hellen Fruchthof und von hier in den embryonalen Körper selbst hinein und breitet sich überall in den Lücken zwischen den epithelialen Grenzblättern und den durch Abschnürung aus ihnen gebildeten Produkten aus. In die Lücken wandern zuerst amöboide Zellen hinein, zackige Ausläufer vor sich hertreibend; ihnen folgen auf dem Fuß endotheliale Gefäßsprosse nach.

Mit der von HIS entwickelten Lehre stehen zahlreiche Untersuchungen der jüngeren Zeit in Widerspruch; sie sprechen in übereinstimmender Weise für eine selbständige Entstehung von Gefäßen und vom Endothelsäckchen des Herzens im embryonalen Körper selbst. (RÜCKERT, ZIEGLER, MAYER, RABL, KASTSCHENKO, SCHWINCK, HOFFMANN, V. DAVIDOFF u. a.) Dabei besteht ein interessanter und wichtiger Unterschied zwischen der Gefäßbildung im dunkeln Fruchthof und derjenigen im embryonalen Körper selbst und in der Area pellucida. Dort entstehen die Dottergefäße zugleich mit einem zelligen Inhalt, welcher die Blutkörperchen liefert, hier dagegen bilden sich Gefäße ohne Blutkörperchen: Endothelröhrchen, die mit Plasma gefüllt sind, aber geformte Elemente erst erhalten, nachdem sie sich durch wegsam gewordene Sprossen mit dem Gefäßnetz der Area vasculosa in Verbindung gesetzt haben. Wenn das Herz jetzt zu schlagen und die Flüssigkeit im Röhrensystem in Bewegung zu setzen beginnt, werden von den Blutinseln einzelne Blutkörperchen losgerissen und auch in die vorher leeren Gefäße im embryonalen Körper hineingetrieben. Auch in dieser Tatsache läßt sich ein Moment erblicken, welches sich für die Genese der Blutkörperchen aus dem Dotterentoderm verwerten läßt.

Nach Beobachtungen, die von verschiedenen Seiten gemacht worden sind, entstehen die Gefäße im Embryo selbst und in der Area pellucida im Bereiche des Mesenchyms aus Zellen, die teils lockerer, teils dichter zusammenliegen und allmählich zu Strängen zusammentreten (RÜCKERT, MAYER). Die Zellenketten höhlen sich im Innern aus und wandeln sich dabei ausschließlich zur endothelialen Gefäßwand um.

Die ersten Gefäße wachsen, nachdem sie einmal angelegt sind, selbständig weiter und geben durch eine Art von Sprossung immer neuen Seitenästen den Ursprung.

Man beobachtet, daß von der Wand, der bereits ausgehöhlten Gefäße solide dünne Sprosse ausgehen, die von spindelförmigen Zellen gebildet werden und mit anderen sich durch Queräste zu einem Netzwerk verbinden. Die jüngsten und feinsten dieser Sprosse bestehen nur aus wenigen, aneinander gereihten Zellen oder selbst nur aus einer einzigen, als Höcker dem Endothelrohr aufsitzenden Zelle, die sich in einen langen Protoplasmafaden auszieht. In die soliden Sprosse erstreckt sich hierauf von den bereits fertiggestellten Gefäßen aus eine kleine Aussackung hinein, die sich allmählich verlängert und dabei zu einem Rohr ausweitet, dessen Wand von den auseinander gedrängten Zellen der Anlage hergestellt wird. Alle Zellen der Sprosse werden für die Gefäßwand aufgebraucht. Indem aus den so entstandenen Gefäßen wieder neue Sprosse hervorwachsen und so fort, breiten sich die Gefäßanlagen überall in den Lücken zwischen den Keimblättern und den aus ihnen durch Abschnürung hervorgegangenen Organen aus.

Über die Art und Weise, wie die Sprossenbildung vor sich gehen soll, herrschen übrigens auch noch zwei verschiedene Meinungen. Bilde

sich die soliden Gefäßsprosse allein durch Wucherung der Wandzellen von Endothelröhren, oder nehmen an ihrer Entstehung benachbarte Bindegewebszellen teil? Während RABL an dem Satz festhält, daß neue Gefäßendothelien immer nur aus bereits bestehenden ihren Ursprung nehmen, teilen KÖLLIKER, MAYER, RÜCKERT Befunde mit, die zu beweisen scheinen, daß die endothelialen Gefäßröhren sowohl von sich aus weiter wuchern, als auch unter Mitbeteiligung von Bindegewebszellen des umhüllenden Gewebes sich verlängern.

Wie es scheint, ändert sich die Beschaffenheit des Blutes bei allen Wirbeltieren im Laufe der Entwicklung. Hierüber, sowie über die Herkunft und Umwandlung der einzelnen Blutelemente besteht eine außerordentlich umfangreiche Literatur, welche aber an widersprechenden Angaben gleichfalls sehr reich ist. Hier sei nur auf einige Punkte hingewiesen.

Am Anfang finden sich im Blutplasma bei allen Wirbeltieren nur kernhaltige rote Blutkörperchen. Sie sind, wie es scheint, überall wo man bisher genauer darauf geachtet hat, in ihrer Form von denen des erwachsenen Tieres wesentlich verschieden, z. B. bei Amphibien, bei Vögeln und bei Säugetieren (MINOT, ENGEL); sie sind sehr viel größer, kugelförmig, hämoglobinreich, mit einem großen Kern, der häufig Kernsegmentierung zeigt. Beim Hühnerembryo kommen sie in den ersten 4 Tagen der Bebrütung allein im Blut vor (Metrocyten erster Generation); dann nehmen sie vom 5. Tage an an Zahl allmählich ab, indem Zwischenformen (Metrocyten zweiter Generation) und schließlich die ovalen, kernhaltigen Blutkörperchen des erwachsenen Tieres an ihre Stelle treten. Am 18. Tage der Bebrütung werden die großen, kugeligen Elemente nur noch in geringer Zahl neben den normalen Blutkörperchen gefunden (Fig. 316). Ab und zu stößt man im Blut auch auf kernlose, hämoglobinhaltige Blutkörperchen, von denen ENGEL annimmt, daß sie aus den Metrocyten entstanden sind, indem der Kern nebst angrenzender Protoplasmahülle sich abgetrennt hat. Sie sind einem allmählichen Untergang verfallen.



Fig. 316. **Rote Blutkörperchen eines 18 Tage alten Hühnerembryos,** die große und die gewöhnliche Form. Nach ENGEL.

In der ersten Zeit fehlen Leukocyten dem embryonalen Blut, treten dann vereinzelt, später, mit der Entwicklung der Lymphdrüsen, reichlicher auf. Ihre erste Herkunft ist noch unbekannt.

Bei den Säugetieren und beim Menschen sind am Anfang der Entwicklung alle roten Blutkörperchen kernhaltig und werden dann beim Menschen noch während des embryonalen Lebens vom Ende des 2. Monats an, bei manchen Säugetieren aber erst bald nach der Geburt durch die bikonkaven kernlosen Blutscheiben ersetzt.

Bezüglich vieler anderer Fragen der Blutbildung (Hämatogenese, Hämatoblasten) muß auf physiologische und histologische Lehrbücher und auf die einschlägigen Schriften verwiesen werden.

Auf den vorausgegangenen Blättern haben wir im einzelnen darzustellen versucht, wie sich bei den Wirbeltieren das Material der Furchungszellen in die einzelnen Fundamental- oder Primitivorgane sondert. Als solche müssen wir das äußere und das innere Keimblatt, die beiden

mittleren Keimblätter und das Mesenchym oder Zwischenblatt bezeichnen.

Um gleich von vornherein die Bedeutung und Aufgabe dieser Fundamentalorgane recht zu würdigen, wollen wir, einen Blick auf das Endresultat des Entwicklungsprozesses werfend, uns die Frage vorlegen, welche Organe und Gewebe aus den einzelnen Keimblättern und dem Mesenchym ihren Ursprung nehmen. Eine sichere Beantwortung dieser Frage ist möglich mit Ausnahme weniger Punkte, über welche die Angaben der verschiedenen Forscher noch widersprechend sind.

Aus dem äußeren Keimblatte gehen hervor: die Epidermis, die epidermoidalen Organe, wie Haare und Nägel, die Epithelzellen der Hautdrüsen, das gesamte zentrale Nervensystem mit den Spinalganglien, das periphere Nervensystem, das Epithel der Sinnesorgane (Auge, Ohr, Nase), die Linse des Auges.

Das primäre innere Keimblatt sondert sich:

1. in das sekundäre innere Keimblatt oder Darmdrüsenblatt;
2. in die mittleren Keimblätter;
3. in die Chordaanlage;
4. in die Mesenchymkeime, soweit sie nicht aus dem mittleren Keimblatte hervorgehen.

Das Darmdrüsenblatt liefert die epitheliale Auskleidung des gesamten Darmkanales und seiner drüsigen Anhangsgebilde (Lunge, Leber, Pankreas), das Epithel der Harnblase, die Geschmacksknospen.

Die mittleren Keimblätter gehen sehr verschiedenartige Umbildungen ein, nach dem sie sich zuvor in Rückensegmente und Seitenplatten gesondert haben.

Von den Rückensegmenten stammen die quergestreifte, willkürliche Muskulatur des Körpers und ein Teil des Mesenchyms ab.

Aus den Seitenplatten entstehen das Epithel der Pleuroperitonealhöhle, das Epithel von Eierstock und Hoden (Ovogonien, Spermatogonien), überhaupt die epithelialen Bestandteile der Geschlechtsdrüsen und ihrer Ausführwege, sowie der Niere und des Harnleiters, endlich Mesenchymgewebe.

Die Chordaanlage wird zur Chorda, die sich bei den höheren Wirbeltieren auf späteren Entwicklungsstadien bis auf geringfügige Reste zurückbildet.

Die Mesenchymkeime, die das Zwischenblatt liefern, haben einen mehrfachen Ursprung und erfahren, indem sie sich im Körper zwischen den epithelialen Bestandteilen als Zwischenmasse überall ausbreiten, sehr mannigfache Differenzierungen. Von ihnen leiten sich ab: die formenreiche Gruppe der Bindesubstanzen (Schleimgewebe, fibrilläres Bindegewebe, Knorpel, Knochen), die Wand der Gefäße, die lymphoiden Organe, die glatte, nicht willkürliche Muskulatur der Gefäße, des Darmes und der verschiedensten anderen Organe.

Geschichte der Parablast- und Mesenchymtheorie.

Die älteren Forscher wie Remak faßten alle Embryonalzellen, welche zwischen die beiden primären Keimblätter eingeschoben sind, unter dem gemeinsamen Namen des mittleren Keimblattes zusammen und nahmen für dasselbe eine einheitliche Entstehung an. Dieser Auffassung trat His im Jahre 1868 in der Entwicklungsgeschichte des Hühnchens mit seiner „Parablasttheorie" entgegen, in welcher er, hauptsächlich

von histologischen Gesichtspunkten geleitet, zwei Anlagen verschiedenen Ursprungs unterschied, eine archiblastische und eine parablastische.

Als archiblastische Anlage bezeichnete er den im Embryonalkörper selbst gelegenen Teil des mittleren Keimblattes, den Achsenstrang, die animale und vegetative Muskelplatte, und ließ sie durch Abspaltung von den primären Keimblättern und mithin in letzter Instanz von den embryonalen Furchungszellen abstammen.

Als Parablast benannte er eine periphere, ursprünglich außerhalb des Embryos gelegene Anlage, welche die Quelle der sämtlichen Bindesubstanzen, des Blutes und der Gefäßendothelien sei und erst im Laufe der Entwicklung von außen, und zwar von dem dunklen Fruchthof her, in den Körper zwischen die archiblastischen Gewebe hineinwachse.

Die von HIS befürwortete und in mehreren Schriften durchgeführte Sonderung des mittleren Keimblattes in einen Archiblast (Hauptkeim) und Parablast (Nebenkeim) fand ihrer Zeit keinen Anklang und stieß namentlich von seiten HAECKELS auf entschiedene und erfolgreiche Opposition, weil die in der Lehre enthaltenen richtigen Gesichtspunkte durch eigentümliche Vorstellungen über die Entstehung des Parablasts verdeckt und getrübt wurden. Der Parablast soll überhaupt nicht von der Eizelle, sondern vom weißen Dotter abstammen, einem Bildungsprodukt der Granulosazellen, welche nach der älteren Lehre von HIS massenhaft in das primordiale Ei eindringen und zu den weißen Dotterzellen und den gelben Kugeln werden. Die Granulosazellen aber sollen wieder vom Bindegewebe der Mutter (Leukocyten) entstehen, daher sie denn nach ihrer Einwanderung ins Ei nur wieder Bindegewebe und Blut zu erzeugen imstande sein sollen.

Zwischen Haupt- und Nebenkeim glaubte HIS einen fundamentalen Gegensatz annehmen zu müssen; nur der erstere soll, da er sich von Furchungszellen ableitet, den Einfluß der Befruchtung erfahren haben, während der letztere, aus weißem Dotter (einem Abkömmling des mütterlichen Bindegewebes) hervorgegangen, „eine rein mütterliche Mitgift“ sei.

Dem Vorgang von HIS schloß sich RAUBER in einer kurzen Mitteilung an, insofern er auch eine einheitliche Anlage für Blut- und Bindesubstanz, einen besonderen „Hämo-Desmoblast“ annahm, wich dagegen von ihm darin ab, daß er ihn von den Furchungszellen ableitete.

Auch ist hier GÖTTE (1874) zu nennen, der sich das Blut aus Dotterzellen, die in Haufen kleiner Zellen zerfallen (Amphibien und Vögel), entwickeln läßt.

Von anderen Gesichtspunkten ausgehend und durch Beobachtungen an wirbellosen Tieren veranlaßt, wurden mein Bruder und ich in unserer Cölomtheorie (1881) zu dem Ergebnis geführt: daß man unter dem Worte „mittleres Keimblatt“ bisher zwei ganz verschiedene Bildungen zusammengefaßt habe, und daß es notwendig sei, an Stelle des alten, unbestimmten zwei neue, schärfere Begriffe, „mittleres Keimblatt im engeren Sinne und Mesenchymkeim“, einzuführen. Trotz dieser Berührungspunkte im einzelnen mit der HISschen Lehre gestaltete sich aber unsere Auffassung sehr verschieden von ihr. Denn nach unserer Ansicht leiten sich alle Anlagen des tierischen Körpers von Embryonalzellen ab, die durch den Furchungsprozeß aus der Eizelle hervorgegangen sind. Der Gegensatz zwischen mittlerem Keimblatt und Mesenchymkeim ist in einer anderen Richtung zu suchen, als es von HIS geschehen ist. Die mittleren Keimblätter sind Lagen von epithelial angeordneten Embryonalzellen, die durch einen Faltungsprozeß

aus dem inneren Keimblatt entstehen, wie dieses durch Faltung aus der Keimblase (vergleiche den geschichtlichen Teil, Kapitel VIII). Der Mesenchymkeim dagegen umfaßt Zellen, die aus dem epithelialen Verbande der Keimblätter, insbesondere der mittleren, einzeln ausgeschieden sind und, indem sie sich in dem Lückensystem zwischen den epithelialen Grenzblättern ausbreiten, die Grundlage für die Gruppe der Bindesubstanzen abgeben.

Nach dem Erscheinen der Cölomtheorie trat HIS von neuem in eine Erörterung seiner Parablasttheorie ein und modifizierte sie in seiner Schrift: Die Lehre vom Bindesubstanzkeim, insofern er kein Gewicht mehr darauf legt, ob die Bindesubstanzanlage aus dem gefurchten oder dem ungefurchten Keime abstammt.

Die von HIS und uns in verschiedener Weise begründete Theorie vom doppelten Ursprung des mittleren Keimblattes (im Sinne der älteren Autoren) fand Widerspruch vonseiten KÖLLIKERS, der an der älteren Auffassung festhielt, wurde aber sonst vielfach angenommen und weiter zu begründen, auch zu modifizieren versucht durch KUPFFER, DISSE, WALDEYER, KOLLMANN, HEAPE usw., welche für die Existenz eines besonderen Bindesubstanzkeims eintraten.

Nach den neueren Untersuchungen von RABL, ZIEGLER, VAN WITHE, RÜCKERT usw. wird das Mesenchym in verschiedenen Bezirken des mittleren Keimblattes angelegt. Was die Frage nach der Blutbildung betrifft, so nimmt die Zahl der Forscher zu, welche in dem Dotterentoderm den ursprünglichen Mutterboden für die Blutkörperchen erblicken (GÖTTE, SWAEN, RÜCKERT, MOLLIER u. a.).

ELFTES KAPITEL.

Bildung der äußeren Körperform.

Nachdem wir in den vorausgegangenen Kapiteln die Fundamentalorgane des Wirbeltierkörpers oder die Keimblätter und ihre ersten wichtigen Sonderungen in Nervenrohr, Chorda, Rückensegmente, sowie die Entstehung von Blut und Bindegewebe untersucht haben, wird unsere nächste Aufgabe sein, uns mit der Entwicklung der äußeren Körperformen und, was damit in unmittelbarem Zusammenhange steht, mit der Entwicklung embryonaler Anhangsgebilde bekannt zu machen.

Zwischen niederen und höheren Wirbeltieren herrscht in dieser Beziehung eine ganz außerordentliche Verschiedenheit. Wenn der Embryo eines Amphioxus die ersten Entwicklungsprozesse durchgemacht hat, so streckt er sich in die Länge, spitzt sich an seinen beiden Enden zu und besitzt schon im großen und ganzen die wurm- oder fischartige Gestalt des erwachsenen Tieres. Je mehr wir aber in der Wirbeltierreihe emporsteigen, um so unähnlicher werden die Embryonen dem ausgebildeten Tiere, wenn sie sich auf dem entsprechenden Ausbildungsstadium des Amphioxusembryos befinden; sie nehmen jetzt sehr sonderbare und fremdartige Gestalten an, indem sie von eigentümlichen Hüllen umschlossen und mit verschiedenen, später wieder schwindenden Anhängen versehen werden.

In erster Linie läßt sich diese Verschiedenheit auf die mehr oder minder große Ansammlung von Nahrungsdotter zurückführen. Seine Bedeutung für den werdenden Organismus ist eine zweifache.

In physiologischer Hinsicht ist der Nahrungsdotter eine reiche Kraftquelle, welche es allein ermöglicht, daß sich die embryonalen Prozesse in ununterbrochener Folge abspielen, bis schließlich ein schon relativ hoch organisiertes Wesen sein selbständiges Leben beginnt.

In morphologischer Hinsicht dagegen spielt der Dotter die Rolle eines Ballastes, welcher in die direkte und freie Entwicklung derjenigen Organe, welche mit seiner Aufnahme und Verarbeitung betraut sind, hemmend und umgestaltend eingreift. Schon gleich am Anfang der Entwicklung konnten wir sehen, wie durch die Anwesenheit des Dotters der Furchungsprozeß und die Bildung der Keimblätter verlangsamt, abgeändert und in gewisser Beziehung geradezu gestört werden. Desgleichen werden wir auch wieder im folgenden zu zeigen haben, wie die normale Gestaltung des Darmkanals und des Leibes

infolge des Anwesenheit des Dotters nur nach und nach auf Umwegen erzielt werden kann.

In zweiter Linie wird bei den Wirbeltieren die große Verschiedenheit, welche uns die Embryonen darbieten, durch das Medium, in welchem sich die Eier entwickeln, hervorgerufen. Eier, welche in das Wasser entleert werden, wie es bei den wasserbewohnenden Wirbeltieren geschieht, entwickeln sich in einer einfacheren und direkteren Weise, als Eier, die mit festen Schalen versehen an das Land abgelegt werden, oder als Eier, die in der Gebärmutter bis zur Geburt des Embryos eingeschlossen sind.

In den beiden letzteren Fällen wird der sich bildende Organismus erst auf bedeutenden Umwegen zu seinem Ziele geführt. Neben den bleibenden Organen entwickeln sich gleichzeitig auch solche, welche für das nachembryonale Leben keine Bedeutung haben, welche aber während des Eilebens teils dem zarten und weichen, leicht zu beschädigenden Körper zum Schutz, teils zur Atmung und teils zur Ernährung dienen. Diese werden am Ende des embryonalen Lebens entweder rückgebildet oder bei der Geburt als nutzlose und bedeutungslose Gebilde abgeworfen. Da sie sich aber aus den Keimblättern entwickeln, müssen sie auch füglich als zu dem werdenden Organismus unmittelbar hinzugehörig und als seine Embryonalorgane aufgefaßt und in dieser Weise auch bei der Formbeschreibung behandelt werden.

Das umfangreiche Material, welches hier wieder zu bewältigen ist, will ich in zwei Teile gruppiert vorführen.

Im ersten Teil wollen wir untersuchen, wie der Embryo das Hindernis, welches ihm durch die Anwesenheit des Dotters gesetzt ist, überwindet und eine dem definitiven Zustand entsprechende Form gewinnt.

Im zweiten und zugleich umfangreicheren Teil haben wir uns dann noch mit den embryonalen Hüllbildungen und Anhangsorganen, die verschiedenen Zwecken dienen, eingehender zu beschäftigen.

Die Ansammlung von Dottermaterial greift in den Gang der Entwicklung am wenigsten störend bei den Amphibien ein. Sie stehen daher zwischen dem Amphioxus mit direkter Entwicklung und den übrigen Wirbeltieren gleichsam in der Mitte und vermitteln zwischen ihnen einen Übergang. Der Dotter nimmt bei den Amphibien an dem Furchungsprozeß mit teil; nach Abschluß desselben findet er sich der Hauptmasse nach in den großen Dotterzellen angehäuft, welche den Boden der Keimblase bilden (Fig. 107 u. 111); bei der Gastrulation wird er in die Urdarmhöhle mit aufgenommen, welche er fast ganz ausfüllt (Fig. 110); nach Abschnürung der Leibessäcke liegen die großen Dotterzellen in ähnlicher Weise in der ventralen Wand des eigentlichen Darmes (Fig. 317 *yk*). Hier werden sie teils aufgelöst und zum Wachstum der übrigen Körperteile verwandt, teils nehmen sie direkt an der Bildung des Epithels der ventralen Darmwand teil.

Infolge der Anwesenheit des großen Haufens der Dotterzellen gewinnt der Amphibien-Embryo zu einer Zeit, wo die Amphioxuslarve schon langgestreckt und fischartig geworden ist, eine unförmliche Beschaffenheit. Der auf dem Gastrulastadium kugelige Körper wird später durch Streckung eiförmig. Darauf beginnen sich an den beiden Polen Kopf- und Schwanzende als kleine Höcker abzusetzen (Fig. 3

u. 170). Der zwischen ihnen gelegene mittlere oder Rumpfteil wird an seiner dorsalen Partie, in welcher Nervenrohr, Chorda und Rückensegmente entwickelt sind, etwas eingekrümmt, so daß Kopf- und Schwanzhöcker durch eine konkave Linie verbunden werden. Die ventrale Seite des Rumpfes ist dagegen in hohem Maße aufgetrieben und bruchsackartig nach unten und seitlich hervorgewölbt, da sie mit Dotterzellen angefüllt ist. Man nennt die Auftreibung daher auch den Dottersack.

Im weiteren Fortgang der Entwicklung nimmt der Embryo immer mehr eine fischähnliche Gestalt an. Das vordere und namentlich das hintere Ende des Körpers wächst stärker in die Länge. Die Mitte des Rumpfes wird dünner; denn der Dottersack wird mit dem Verbrauch des Dottermaterials kleiner und schwindet schließlich ganz, wobei seine Wandungen in die ventrale Darm- und Bauchwand aufgenommen werden.

Die Störungen im normalen Verlauf der Entwicklung werden in demselben Maße größer, als der Dotter an Menge zunimmt, was bei den meroblastischen Eiern der Fische,

Fig. 317. Fig. 318.

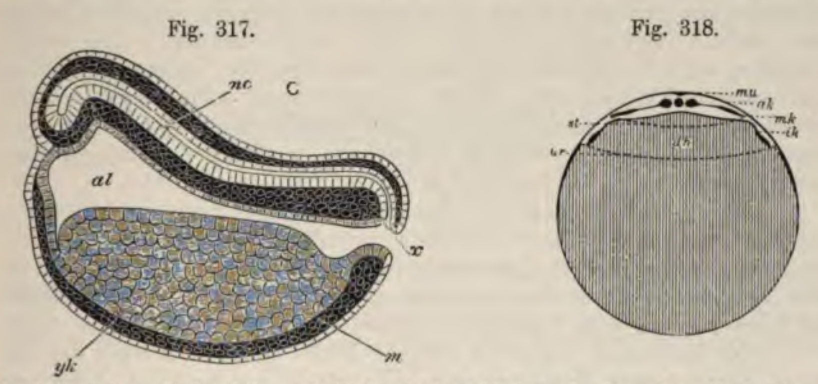


Fig. 317. **Schematischer Längsschnitt durch einen Embryo des Frosches.** Nach Götte, aus Balfour. *nc* Nervenrohr; *x* Kommunikation desselben mit Urmund und Darmkanal *al*; *yk* Dotterzellen; *m* mittleres Keimblatt. Der Einfachheit wegen ist das äußere Keimblatt nur als einreihige Zellschicht dargestellt.

Fig. 318. **Schematischer Durchschnitt durch ein Hühnerei am Anfang des zweiten Bruttages.** Die drei Keimblätter, das äußere *ak*, das mittlere *mk*, das innere *ik*, sind glatt über dem Nahrungsdotter ausgebreitet. Das mittlere Keimblatt endet an der punktierten Linie *st* mit dem Sinus terminalis, welcher den Gefäßhof abgrenzt; *mu* Medullarplatte; *dh* Dotterhof; *ur* Umwachsungsgrad. Nach O. Hertwig.

Reptilien und Vögel der Fall ist. Der Dotter zerfällt nicht mehr in einen Haufen von Dotterzellen, wie bei den Amphibien, er ist am Furchungsprozeß nur in einem geringen Maße beteiligt, insofern Kerne in die dem Keim anliegende Dotterschicht hinein geraten und, von Protoplasma umgeben, sich durch Teilung weiter vermehren. Die Gastrulaform ist bis zur Unkenntlichkeit abgeändert; nur ein kleiner Teil ihrer Rückenfläche besteht aus Zellen, die zu den zwei primären Keimblättern angeordnet sind; die ganze Bauchseite dagegen, an welcher sich bei den Amphibien die Dotterzellen vorfinden, ist ungefurchte Dottermasse.

So erhalten wir den eigentümlichen Befund, daß sich bei den genannten Wirbeltieren der Embryo, wenn wir den Dotter als nicht zum Körper gehörig betrachten wollen, aus flach ausgebreiteten Blättern, anstatt aus einer Becherform, zu entwickeln scheint (Fig. 318). Ferner

sehen wir noch mehr, als es schon bei den Amphibien der Fall ist, einen scharfen Gegensatz zwischen Rücken- und Bauchfläche des Eies während der Entwicklung durchgeführt. Am Rücken bilden sich zunächst allein alle wichtigen Organanlagen: das Nervensystem, die Chorda, die Rückensegmente (Fig. 315), während an der Bauchseite nur wenige und geringfügige Veränderungen zu bemerken sind. Die Veränderungen bestehen hauptsächlich darin, daß die Keimblätter sich ventralwärts weiter ausbreiten, über die Dottermasse herüberwachsen (Fig. 333—336) und um sie herum einen geschlossenen, aus mehreren Schichten bestehenden Sack herstellen. Die Umwachsung des ungeteilten Dotters durch die Keimblätter vollzieht sich im ganzen sehr langsam: sie beansprucht um so mehr Zeit, je massenhafter das angesammelte Dottermaterial ist; so wird sie zum Beispiel bei den Vögeln erst auf einer sehr späten Entwicklungsstufe beendet, wo der Embryo schon eine hohe Ausbildung erreicht hat (Fig. 336).

Man hat bei den meroblastischen Eiern den Teil der Keimblätter, an welchem die ersten Organanlagen (Nervenrohr, Chorda, Rückensegmente usw.) auftreten, als embryonalen Bezirk von dem übrigen oder dem außerembryonalen Bezirk unterschieden. Die Unterscheidung ist eine zweckmäßige und notwendige; die Namen „embryonal und außerembryonal" aber hätten passendere sein können, da ja selbstverständlicherweise alles, was aus der Eizelle hervorgeht, also auch das, was der außerembryonale Bezirk liefert, zum Embryo hinzugerechnet werden muß.

Somit entsteht jetzt für uns eine doppelte Aufgabe, erstens zu untersuchen, wie sich aus den flach ausgebreiteten Blättern des Embryonalbezirks der Wirbeltierkörper mit Kopf- und Schwanzende entwickelt, und zweitens die Entstehung der Anhänge und der Hüllen des Embryos aus dem außerembryonalen Bezirk zu verfolgen.

Was den ersten Punkt betrifft, so bildet sich der Körper des Embryos durch einen Einfaltungsprozeß, durch welchen die flach ausgebreiteten Blätter zu Röhren zusammengelegt werden. Um uns die Beschreibung zu erleichtern, wollen wir das äußere Keimblatt und das ihm anliegende Hautfaserblatt mit einem Namen als Rumpfplatte (Somatopleura) und ebenso das Darmdrüsenblatt und das Darmfaserblatt zusammen als Darmplatte (Splanchopleura) bezeichnen. Aus der Rumpfplatte entsteht durch Einfaltung das Rumpfrohr oder die Rumpfwand des Körpers, aus der Darmplatte in gleicher Weise das Darmrohr. In seinen Einzelheiten wollen wir den Vorgang beim Hühnerembryo, wie er sich in den ersten Tagen der Bebrütung abspielt, genauer verfolgen.

Gemäß der schon früher erörterten Regel, nach welcher das vordere Körperende dem hinteren in der Entwicklung vorauseilt, beginnt sich der Kopf am frühesten anzulegen, — beim Hühnerembryo am Anfang des zweiten Bruttages. Der Bezirk der Embryonalanlage, welcher zum Kopf zu werden bestimmt ist, zeichnet sich durch das wichtige Merkmal aus, daß in ihm ebenso wie in einem größeren nach vorn sich anschließenden Abschnitt der Area pellucida das mittlere Keimblatt fehlt (Fig. 308 *mkf*). Das Ektoderm ist zur Hirnplatte verdickt, das Entoderm aus abgeplatteten Zellen zusammengesetzt. Während nun die Hirnplatte sich durch Erhebung der Medullarwülste nach vorn und seitlich besser abgrenzt und sich zum Hirnrohr zusammen zu legen beginnt, wird der Kopfbezirk zugleich noch schärfer durch eine halbmondförmige

Rinne abgegrenzt, deren Konkavität nach hinten gerichtet ist. Sie ist als vordere Grenzrinne von His bezeichnet worden. Durch sie ist der mesodermfreie Bezirk der Keimhaut in eine Falte zusammengelegt worden, die ihre Firste (Fig. 319) nach unten gegen den Dotter gerichtet hat und, da sie zur Bildung des Kopfes in Beziehung steht, die Kopffalte (*kf*) heißt. Sie vergrößert sich, wobei sich ihre Firste nach hinten richtet, und erzeugt so aus dem vorderen Abschnitt des Embryonalbezirks den Kopfhöcker (*kh*), der dorsal das mittlerweile geschlossene Hirnrohr (*hb*) und ventral das durch die Einfaltung des Darmdrüsenblattes entstandene Darmrohr (*kd*) einschließt.

Wer sich den Vorgang, der für das Verständnis der tierischen Formbildung überaus wichtig ist, noch klarer und verständlicher machen will, tue dies mit Hilfe eines leicht herzustellenden Modells. Er breite über den Rücken seiner auf einem Tisch ausgestreckten linken Hand ein Tuch, welches die Keimhaut darstellen soll, flach aus, dann falte er mit der rechten Hand das Tuch ein, indem er es um die Spitzen der linken Finger ein wenig nach unten herumschlägt. Die künstlich gebildete Falte entspricht der oben beschriebenen Kopffalte. Die Fingerspitzen,

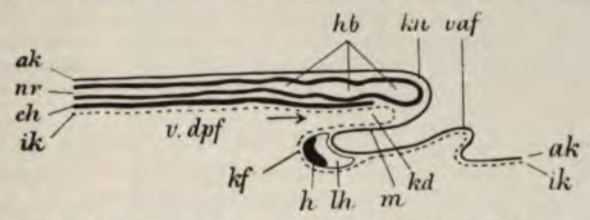


Fig. 319. **Schematischer Medianschnitt durch einen Vogelembryo zur Erläuterung der Kopf- und Amnionbildung.** *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt; *ch* Chorda; *h* Herzanlage; *hb* Hirnblasen; *kd* Kopfdarmhöhle; *kf* Kopffalte; *kh* Kopfhöcker; *lh* Leibeshöhle; *m* Mundbucht; *nr* Nervenrohr; *vdpf* vordere Darmpforte; *vaf* vordere Amnionfalte.

welche durch den Umschlag des Tuches eine untere Bedeckung empfangen haben und nach außen über das sonst glatt ausgebreitete Tuch hervorstehen, sind dem Kopfhöcker zu vergleichen. Ferner können wir uns das Rückwärtswachsen der Kopffalte dadurch veranschaulichen, daß wir das Tuch noch weiter über die untere Fläche der Finger nach der Handwurzel zu einstülpen.

In derselben Weise wie das vordere entwickelt sich einige Zeit später auch das hintere Ende des Embryos. Es bildet sich eine **hintere Grenzrinne** aus, welche wie die vordere halbmondförmig, aber mit ihrer Konkavität nach dem Kopf zu gerichtet ist; und ebenso entwickelt sich der Rinne entsprechend eine Schwanzfalte, die sich mit ihrer Firste nach vorn wendet und der Kopffalte entgegenwächst (Fig. 320 und 321). Im einzelnen aber besteht zwischen vorn und hinten ein wichtiger Unterschied, der auf dem grundverschiedenen Bau des vorderen und des hinteren Endes der Embryonalanlage beruht. In diesem befindet sich der Primitivstreifen; zwischen beiden Grenzblättern breitet sich hier auch das mittlere Keimblatt aus, wobei alle drei Blätter im Primitivstreifen zu einer in Wucherung begriffenen Zellenmasse verschmolzen sind. Eine Spaltung in parietales und viszerales Mittelblatt unterbleibt in der Schwanzgegend. An der Schwanzfalte sind also im Gegensatz zum Kopfende alle drei Keimblätter beteiligt und liefern einen aus kleinzelligem Gewebe zusammemgesetzten Höcker, in welchem

eine enge Höhle enthalten ist, die durch Zusammenfaltung des Darmblattes entstandene Beckendarmhöhle.

Den Unterschied zwischen der Anlage des Kopf- und des Schwanzhöckers wird man leicht erkennen, wenn man Fig. 319 mit den Fig. 320 und 321 vergleicht, welche ein jüngeres und ein etwas älteres Stadium von zwei Vogelembryonen darstellen.

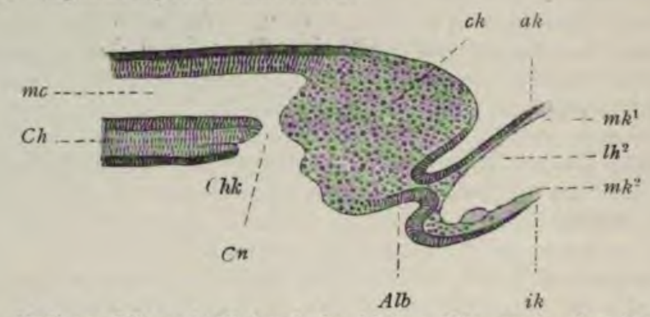


Fig. 320. **Medianer Längsschnitt durch das hintere Körperende eines Vogelembryos (Haliplana fuliginosa Gm.).** Nach SCHAUINSLAND. *Alb* Allantoisbucht; *Ch* Chorda; *Chk* Chordakanal im Anfangsteil der Chorda und im Zusammenhang mit dem Canalis neurentericus; *mc* Medullarkanal; *Cn* Canalis neurentericus; *ck* Kaudalknoten (Anlage des Schwanzes); lh^2 außerembryonale Leibeshöhle; *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt; mk^1 und mk^2 parietale und viszerale Lamelle des mittleren Keimblattes.

In ähnlicher Weise wie vorn und hinten grenzt sich die Embryonalanlage auch seitlich gegen den außerembryonalen Bezirk ab. Bei dem in Fig. 322 von der Fläche gesehenen Vogelembryo, bei welchem das Nervenrohr im Verschluß begriffen ist und sieben Paar Rückensegmente angelegt sind, nimmt man in einiger Entfernung von diesen zwei dunklere Streifen wahr, die beiden seitlichen Grenzrinnen. Sie verlieren von vorn nach hinten, namentlich am Ende der Primitivrinne (*pr*), an Deutlichkeit.

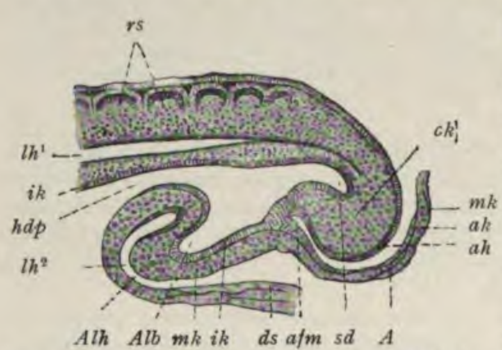


Fig. 321. **Längsschnitt durch das hintere Ende eines Hühnerembryos vom Ende des dritten Bruttages.** Nach GASSER. *Alb* Allantoisbucht, Anlage der Allantoishöhle; *Alh* Allantoishöcker, Anlage der Allantoiswand; *sd* Schwanzdarm; *hdp* hintere Darmpforte; *afm* Aftermembran, Stelle des späteren Afters; *ck* Anlage des Schwanzes; lh^1 Leibeshöhle; lh^2 außerembryonale Leibeshöhle; *rs* Rückensegment; *A* Amnion; *ah* Amnionhöhle; *ds* Dottersackwand; *ak*, *ik*, *mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt.

Somit ist jetzt allseitig ein kleiner Teil der Keimblätter, der allein für die Bildung des bleibenden Körpers beansprucht wird, durch einen rings geschlossenen Grenzgraben vom außerembryonalen, viel umfangreicheren Bezirk getrennt, der zur Bildung vergänglicher Organe, wie des Dottersacks und der Eihäute, dient.

Im Bereich der seitlichen Grenzrinnen ist überall mittleres Keimblatt vorhanden, in welchem frühzeitig eine geräumige Leibeshöhle auftritt. Infolgedessen vollzieht sich hier die Abfaltung wieder in einer etwas anderen Weise

als am Kopf- und am Schwanzende. Es faltet sich die Rumpfplatte getrennt von der Darmplatte ein, da zwischen beiden die Leibeshöhle entstanden ist. Durch Einfaltung der Rumpfplatte an der Stelle, wo bei Betrachtung von der Oberfläche die Grenzrinnen sichtbar werden, entstehen die Seitenfalten (Fig. 315). Sie wachsen anfangs direkt von oben nach abwärts, wodurch die Seitenwand des Rumpfes zustande kommt. Später legen sie sich mit ihren Rändern etwas nach der Medianebene um, rücken dadurch aufeinander zu und schließen sich auf diese Weise nach und nach zu einer Röhre. Durch ihren Umschlag erhält der Rumpf seine ventrale Wand.

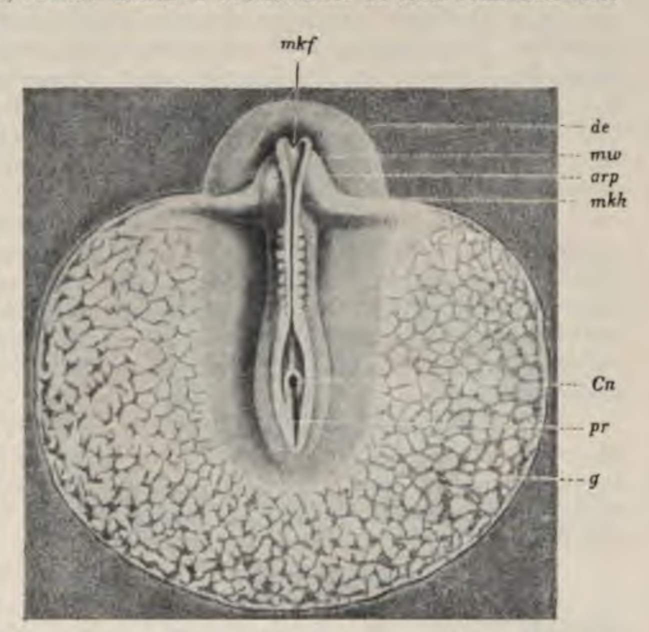


Fig. 322. **Embryo mit 6—7 Rückensegmenten vom Albatroß (Diomedea immutabilis Rotsch) bei auffallendem Lichte. Noch der ganze vordere Teil des Blastoderms ist frei vom mittleren Keimblatt. Die Mesodermhörner oder -flügel stehen noch weit nach hinten; von dem Einsinken des Kopfes und dem Erheben der Amnionfalte ist nur eine schwache Andeutung zu bemerken.** Nach SCHAUINSLAND. *mkf* mittelblattfreie Partie des Blastoderms (Proamnion; *arp* Area pellucida; *de* das jenseits der letzteren gelegene, vom mittleren Keimblatt noch nicht umwachsene Dotterentoderm; *mkh* Mesodermhörner oder -flügel; *mw* Medullarwülste; *pr* Primitivrinne; *Cn* eine am vorderen Ende derselben gelegene Vertiefung (der spätere Canalis neurentericus); *g* Anlagen von Blut und Gefäßen.

Um Mißverständnisse zu vermeiden, sei noch darauf aufmerksam gemacht, daß Kopf-, Schwanz- und Seitenfalten nur am Anfang ihrer Entstehung etwas voneinander gesondert sind, daß sie aber, wenn sie sich deutlicher ausprägen, alle ineinander übergehen und so nur Teile einer einzigen Falte sind, welche die Embryonalanlage ringsum einschließt. Indem ihre einzelnen Teile sich vergrößern, wachsen sie mit ihren Umschlagsrändern von vorn und hinten, von links und rechts einander entgegen und nähern sich schließlich in einem kleinen Bezirk, welcher etwa der Mitte der embryonalen Bauchfläche entspricht und an den Durchschnitten dieser Gegend (Fig. 334—336) durch eine ringförmige Linie (*hn*) bezeichnet ist. Es kommt so ein kleiner wurmartiger Körper zustande (Fig. 334), welcher dem außerembryonalen Bezirk der Keimhaut von oben aufliegt und mit ihm durch einen hohlen Stiel (*hn*) verbunden ist. Der Stiel bezeichnet die Stelle, an welcher die von allen Seiten aufeinander zu wachsenden Faltenränder zusammengetroffen sind, aber eine vollständige Abschnürung des embryonalen Bezirks vom außerembryonalen unterblieben ist.

Auch diese Verhältnisse können wir uns veranschaulichen, wenn wir in dem oben besprochenen Modell das um die Fingerspitzen herumgeschlagene Tuch auch noch um die Seitenränder der Hand und um die Handwurzel herumfalten und die so künstlich hervorgerufene Ringfalte bis zur Mitte des Handtellers vorschieben. Dann stellt das Tuch rings um die Hand eine röhrenförmige Scheide dar, die an einer Stelle durch einen Verbindungsstrang mit dem glatt ausgebreiteten Rest des Tuches zusammenhängt.

Ein ähnlicher Vorgang, wie der äußerlich sichtbare, eben beschriebene Faltungsprozeß, durch welchen die Seiten- und die Bauchwand des Körpers aus der blattförmigen Anlage gebildet wird, spielt sich gleichzeitig im Innern des Embryos an dem inneren Keimblatt und dem ihm anliegenden Darmfaserblatt ab, welche beiden wir unter einem Wort als Darmplatte (Splanchnopleura) früher (S. 312) zusammengefaßt haben.

Indem sich die Darmplatte etwas nach abwärts einbiegt (Fig. 315 *sp*) entsteht unter der Chorda dorsalis eine Darmrinne, die zwischen Kopf- und Beckendarmhöhle liegt. Durch stärkeres Hervortreten der seitlichen Darmfalten wird die Rinne immer tiefer und wird endlich dadurch, daß die Faltenränder sich von vorn, von hinten und von beiden Seiten nähern, in derselben Weise wie die Rumpfwand zum Rohr geschlossen.

Nur an einer kleinen Stelle, welche in den Fig. 334—336 durch die ringförmige Linie *dn* bezeichnet ist, wird der Faltungs- und Abschnürungsprozeß nicht zu Ende geführt; es bleibt hier das Darmrohr wieder mit dem außerembryonalen Teil der Darmplatte, welcher den Dotter einschließt, durch einen hohlen Stiel in Verbindung.

Wie aus unserer Schilderung hervorgeht, entwickelt sich zuerst ein geschlossenes Darmrohr im Kopf- und im Schwanzende, die sogenannte Kopf- und Beckendarmhöhle. Beide sind ursprünglich nach außen oder nach der Körperoberfläche zu blind geschlossen. Am Kopf fehlt noch eine Mundöffnung, am hinteren Leibesende ein After. Wenn man dagegen die Keimhaut mit dem in Ausbildung begriffenen Embryo vom Dotter abhebt und von der unteren Seite her betrachtet oder im Medianschnitt untersucht, so zeigen der vordere und der hintere Abschnitt des Darmkanals eine Öffnung (Fig. 319 *vdpf* u. 321 *hdp*), durch die man von der Dotterseite her in die nach außen abgeschlossenen Höhlen hineinsehen kann. Die eine Öffnung heißt die vordere, die andere die hintere Darmpforte oder der hintere Darmeingang. Zwischen ihnen erhält sich längere Zeit die Darmrinne, welche sich allmählich sowohl von vorn als von hinten her zum Rohr schließt bis auf die oben als Darmnabel unterschiedene Stelle.

Der Teil der Keimblätter, welcher zur Herstellung des Embryos nicht benutzt wird, liefert bei den Reptilien und Vögeln den Dottersack und einige Eihüllen, auf deren Entwicklung ich im nächsten Kapitel zu sprechen komme.

Einfacher gestaltet sich das Schicksal des außerembryonalen Bezirks der Keimhaut bei den Fischen, da aus ihm nur ein Sack zur Aufnahme des Dotters hervorgeht.

Die Fig. 323 zeigt uns den Embryo (*Em*) eines Selachiers, der durch Einfaltung eines kleinen Bezirks der Keimblätter in der für den Hühnerembryo beschriebenen Weise entstanden ist. Der ganze übrige

Teil des Eies ist ein großer Dottersack (*ds*) geworden, der mit der Mitte des Bauches durch einen längeren Stiel (*st*) verbunden ist.

Von hier zeigen uns die Teleostier Übergänge zu einem Zustande, in welchem der Dottersack wie bei den Amphibien sich vom Mitteldarm nicht durch einen Stiel absetzt, sondern nur eine weite Ausbuchtung desselben und der Bauchwand darstellt.

Sehen wir uns den Bau des Dottersacks jetzt noch genauer an. Wie schon oben bemerkt, breiten sich alle vier Keimblätter nacheinander, bei einzelnen Fischen oft sehr langsam, um die ungeteilte Dottermasse der meroblastischen Eier aus (Fig. 324 u. 325). Wie nun im embryonalen Körper die beiden mittleren Keimblätter auseinanderweichen und die Leibeshöhle zwischen sich hervortreten lassen, so geschieht es ebenfalls, wenn auch ziemlich spät, im außerembryonalen Bezirk. Im Bereich des mittleren Keimblattes bildet sich ringsum ein enger Spaltraum aus, für welchen der Name „außerembryonale Leibeshöhle" oder Keimblasencölom (Höhle des Blastoderms KÖLLIKER) am besten passen würde; er trennt die Umhüllung des Dotters in zwei Platten, von welchen die innere die unmittelbare Fortsetzung des Darmrohres, die äußere dagegen die Fortsetzung der Rumpfwand ist. Genau genommen haben wir daher um den Dotter eine doppelte Sackbildung vor uns, die wir als Darmdottersack und Hautdottersack unterscheiden können. Der Darmdottersack ist nichts anderes als eine bruchsackartige Ausstülpung des Darmrohrs und setzt sich wie dieses aus zwei Schichten zusammen:

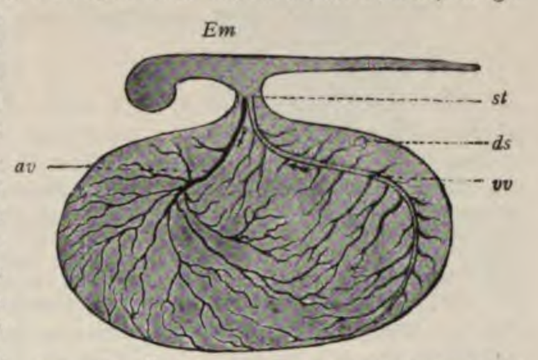


Fig. 323. **Älterer Embryo eines Haifisches (Pristiurus).** Nach BALFOUR. *Em* Embryo; *ds* Dottersack; *st* Stiel des Dottersacks; *av* Arteria vitellina; *vv* Vena vitellina.

1. aus dem Darmdrüsenblatt (*ik*), welches den Dotter einschließt,
2. aus dem viszeralen Mittelblatt oder Darmfaserblatt (*mk*²), in welchem sich die Dottergefäße entwickelt haben, welche mit Eintritt der Blutzirkulation das flüssig gewordene Nährmaterial aus dem Dottersack zu den Stellen des embryonalen Wachstums fortzuleiten haben.

Der Hautdottersack ist als Fortsetzung der Rumpfwand ebenfalls aus zwei Schichten gebildet, aus der Epidermis (*ak*) und dem parietalen Mittelblatt (*mk*¹) oder dem Hautfaserblatt.

Es wurde schon erwähnt, daß die Abschnürung des Dottersacks vom embryonalen Körper eine sehr verschiedenartige sein und soweit gehen kann, daß der Zusammenhang zwischen beiden nur noch durch einen dünnen Stiel unterhalten wird. Eine genauere Untersuchung zeigt in diesem Fall den Stiel wieder aus zwei engen, ineinander gesteckten Röhren zusammengesetzt (Fig. 325), von denen die äußere den Hautdottersack (*hs*) mit der Bauchwand und die innere den Darmdottersack mit dem Darmrohr verbindet. Die äußere Röhre nennt man den Hautstiel, die innere den Darmstiel (*dn*) oder Dottergang, Ductus vitello-intestinalis. Die Ansatzstelle des Hautstieles in der Mitte der embryonalen Bauchhöhle heißt der Hautnabel (*hn*); die entsprechende

Ansatzstelle des Darmstiels am Darm der Darmnabel (*dn*). Zwischen beiden ist die embryonale Leibeshöhle geöffnet und setzt sich in den Spaltraum zwischen Haut- und Darmdottersack, in die „außerembryonale Leibeshöhle“ oder das Keimblasencölom (lh^2) fort.

Schließlich hat der Dottersack bei den Fischen dasselbe Schicksal wie bei den Amphibien. Er wird, selbst in dem extremen Fall wie bei den Selachiern, noch zur Bildung der Darm- und Leibeswand benutzt.

Fig. 324. Fig. 325.

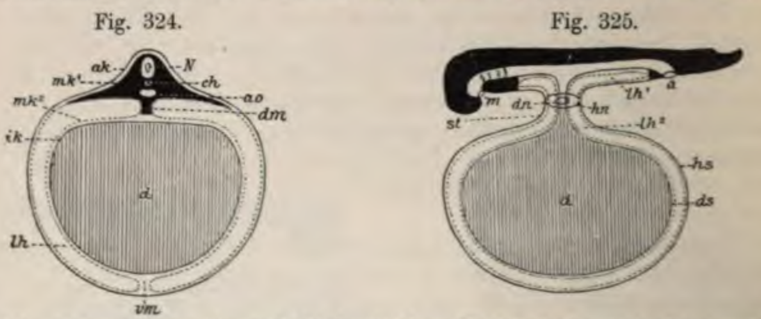


Fig. 324. **Schematischer Querschnitt durch einen Fischembryo.** Sein Rückenteil ist schon weit entwickelt und schließt das Nervenrohr (*N*), die Chorda (*ch*), die Aorta (*ao*) und die Rückensegmente ein. Die Bauchseite ist durch die ansehnliche Dottermasse (*d*) stark aufgetrieben. Der Dotter (*d*) liegt in einer Erweiterung des Darmrohrs, dem Darmdottersack, der durch einen engen Spaltraum, die Leibeshöhle (*lh*), von der Bauchwand oder dem Hautdottersack getrennt ist.

Fig. 325. **Schematischer Längsschnitt durch einen Selachierembryo.** (Etwa der Fig. 323 entsprechend.) *dn* Darmnabel; *hn* Hautnabel; *d* Dottersack mit Dotter; *ds* Darmdottersack; *hs* Hautdottersack; *st* Stiel des Dottersacks, zusammengesetzt aus Darmstiel und Hautstiel; lh^1 embryonale, lh^2 außerembryonale Leibeshöhle; *m* Mund; *a* After.

Er schrumpft, je mehr sein Inhalt verflüssigt und aufgesaugt wir[illegible] Der Darmdottersack wird dann, wenn er ganz klein geworden ist, in d[illegible] Leibeshöhle eingezogen und dient endlich zum Verschluß des Darm[illegible]nabels, ebenso wie der Hautdottersack bei seinem Schwund den Hau[illegible]nabel zuschließt. Es kommt bei den niederen Wirbeltieren noch nic[illegible] zu einer Abstoßung embryonaler Teile. Was bei Reptilien und Vöge[illegible] mit dem Dottersack geschieht, wird das nächste Kapitel lehren.

ZWÖLFTES KAPITEL.

Die Eihüllen der Reptilien und Vögel.

Bei allen Tieren, welche ihre Eier nicht in das Wasser ablegen, bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren, wird der Entwicklungsgang außerordentlich kompliziert durch das Auftreten besonderer Eihüllen. Es gesellen sich bei ihnen zum Dottersack, in dessen Besitz sie mit den Amphibien und Fischen übereinstimmen, noch drei weitere embryonale Anhangsgebilde hinzu, das Schafhäutchen oder Amnion, die seröse Hülle und der Harnsack oder die Allantois. Amnion und seröse Hülle sind ihrem Ursprung nach auf den außerembryonalen Bezirk der Keimblätter, und zwar auf den Teil zurückzuführen, welcher bei den Fischen zum Hautdottersack wird. Sie entstehen aus Falten, die um den noch kleinen Embryo herumwachsen und eine doppelte Umhüllung für ihn liefern.

Der Harnsack dagegen entwickelt sich als eine blasenartige Ausstülpung des Entoderms. Alle drei Hüllen werden zum Teil schon sehr früh angelegt, zur Zeit, wo sich der embryonale Körper durch das Einfalten der Blätter in Röhren umwandelt und sich dabei vom Dottersack abschnürt.

Die Eihüllen sind bei Reptilien und Vögeln, die nahezu übereinstimmende Verhältnisse aufweisen, noch einfacher beschaffen als bei den Säugetieren. Sie sollen daher zuerst besprochen werden; hierbei soll besonders wieder der Hühnerembryo unserer Darstellung zur Grundlage dienen.

1. Amnion, seröse Hülle und Dottersack.

Im Verhältnis zum Ausbildungsgrad der übrigen Organe wird das Amnion bei den verschiedenen Arten der Reptilien und Vögel bald früher, bald später angelegt; ersteres ist im allgemeinen mehr bei den Reptilien (Chamäleon, Lacerta usw.), letzteres bei den Vögeln und besonders beim Huhn der Fall. Bei diesem beginnt das Amnion aufzutreten, bald nachdem die Kopffalte entstanden und den Kopfhöcker in der früher beschriebenen Weise von der Keimhaut abgeschnürt hat. Es entwickelt sich zuerst vor dem Kopfende in einem Bezirk der Keimhaut, in dem längere Zeit jede Spur des mittleren Keimblattes fehlt (Fig. 308 *mkf*). Äußeres und inneres Keimblatt liegen hier dicht aufeinander und bilden, wenn sich der Kopfhöcker abschnürt, eine grubenartige Einsenkung, in welche er eingebettet wird. Der so ausgezeichnete Bezirk (Fig. 326 *mkf*) ist die Anlage des Proamnion (*vaf*) (VAN BENEDEN).

Zu beiden Seiten des Bezirks ist von hinten nach vorn das mittlere Keimblatt in zwei Fortsätze vorgewachsen, welche als seine Mesodermhörner oder als seine Flügel bezeichnet werden. In ihnen wird am frühesten die Leibeshöhle durch Trennung der parietalen und viszeralen Blätter sichtbar und erreicht hier bei einigen Vogelarten frühzeitig eine größere Ausdehnung, wodurch zwei eigentümliche „ballonartige Auftreibungen" (*lh*²) (SCHAUINSLAND) entstehen, wie sie in Fig. 326 von einem Embryo des Tropicvogels (Phaeton) zu sehen sind.

In geringer Entfernung von dem eben entstandenen Kopfhöcker faltet sich der zweiblätterige Bezirk zur vorderen Amnionfalte ein, welche bei Betrachtung von der Oberfläche (Fig. 326 *vaf*) als eine mit ihrer Konkavität nach hinten gerichtete, bogenförmige Linie zu erkennen ist. Die Richtung der beiden nahe beieinander gelegenen Einfaltungen ist eine entgegengesetzte (Fig. 319). Während die Kopffalte (*kf*) mit ihrem Umschlagsrand nach dem Dotter zu gerichtet ist und, sich über ihm nach hinten vorschiebend, einen immer größeren Teil des embryonalen Körpers von der Keimhaut abschnürt, erhebt sich, durch die Grenzrinne von ihr getrennt, die vordere Amnionfalte (*vaf*) nach außen über das Niveau der Keimhaut und wächst, indem sie sich mit ihrer Firste nach rückwärts umlegt, kapuzenartig über den Kopf herüber (Fig. 327 *vaf*). Schon am Ende des zweiten Brüttages bedeckt sie seinen vordersten Teil wie ein dünner durchsichtiger Schleier, der die **Kopfscheide** heißt.

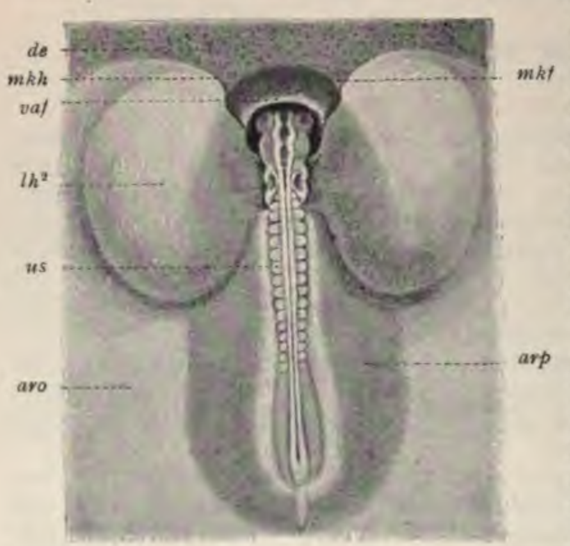


Fig. 326. **Embryo des Tropicvogels (Phaeton rubricauda Bodd) mit etwa 15 Rückensegmenten.** Nach SCHAUINSLAND. Die Mesodermflügel *mkh* sind näher zusammengewachsen; die Leibeshöhle breitet sich in Gestalt von zwei ballonartigen Auftreibungen *lh*² in das Blastoderm hinein aus. Die Amnionfalte *vaf* hat sich erhoben und steht gerade im Begriff, nach hinten hin über den Kopf zu wachsen; an letzterem bemerkt man die drei primären Hirnblasen, die Neuromeren des Hinterhirns, die Augenblasen und das Ohrgrübchen. *mkh* Mesodermflügel; *mkf* der vom mittleren Keimblatt freie Teil des Blastoderms; *arp* Area pellucida; *aro* Area opaca; *de* Dotterentoderm, über welchem das mittlere Keimblatt fehlt.

Indem die vordere Amnionfalte sich nach hinten vergrößert, trifft sie bald auf den Bezirk der Keimhaut, in welchem die beiden primären Grenzblätter durch die mittleren Keimblätter getrennt sind und in welchen um diese Zeit schon eine ansehnliche Leibeshöhle entstanden ist. Hier geht sie in die beiden seitlichen Amnionfalten über, die sich als ihre Fortsetzung nach hinten mittlerweile aus der Rumpfplatte gebildet haben und daher im Unterschied zum Proamnion allein aus dem Hornblatt und dem ihm anliegenden Hautfaserblatt bestehen.

Die seitlichen Amnionfalten (Fig. 315 *om*) erheben sich nach außen von den seitlichen Grenzrinnen in entgegengesetzter Richtung als die Seitenfalten, durch deren Umschlag die Seiten- und Bauchwand des Embryos ihren Ursprung nimmt. Sie entfernen sich dadurch mit ihrer Firste mehr und mehr von der Darmplatte (*sp*), die auf dem Dotter noch einige Zeit flach ausgebreitet liegen bleibt. Hierdurch nimmt der außerembryonale Teil der Leibeshöhle oder das Keimblasencölom in der Umgebung des Embryos an Ausdehnung zu. Wenn die seitlichen Amnionfalten bis zur Rückenfläche des Embryos emporgewachsen sind, beginnen sie sich mit ihren Rändern medianwärts umzuschlagen und um den Rumpf die sogenannten Seitenscheiden zu bilden (Fig. 328 *saf*).

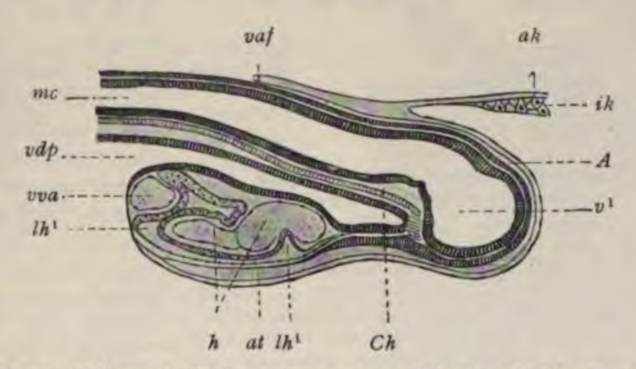


Fig. 327. **Medianer Längsschnitt durch den vorderen Teil eines Embryos vom Albatroß.** Nach SCHAUINSLAND. Man sieht, wie der Kopf von der Amnionscheide (*vaf*) eingehüllt wird. Letztere entstand durch Einsinken des Kopfes in die mesodermfreie Stelle der Keimhaut sowie durch Erheben und Rückwärtswachsen der vorderen Amnionfalte. *A* Amnion; *vaf* vordere Amnionfalte; *at* Amniontasche; *h* Herz; *vva* vordere Dottervene; *lh*¹ Leibeshöhle; *vdp* vordere Darmpforte; *mc* Medullarkanal; *v*¹ erste Gehirnblase; *ak* äußeres Keimblatt; *ik* inneres Keimblatt; *Ch* Chorda.

Zuletzt entsteht auch noch eine hintere Amnionfalte, nachdem sich zuvor das hintere Ende der Embryonalanlage als Schwanzhöcker abgegliedert hat. Auch sie geht aus einer Faltung der Rumpfplatte hervor, da sich ja im ganzen hinteren Bereich des Blastoderms das mittlere Keimblatt und in ihm die Leibeshöhle frühzeitig entwickelt hat. In entsprechender Weise wie die Kopfscheide über den Kopfhöcker legt sie sich, allerdings erst auf einem viel späteren Stadium, über das Schwanzende als Schwanzscheide herüber (Fig. 329 *haf*). Bei der Beschreibung von der Entwicklung des Amnion sowie der folgenden Eihüllen vergleiche man auch die vier schematischen Fig. 333 bis 336 auf S. 327.

Da die mit besonderen Namen belegten Falten des Amnion, wenn sie sich in voller Entwicklung befinden, ineinander übergehen und nur Abschnitte einer einheitlichen Ringfalte sind, wird schließlich der Embryo ringsum wie von einem hohen Wall umschlossen. Bei weiterer Vergrößerung biegen sich dann die Amnionscheiden von vorn und hinten, von links und rechts über dem Rücken des Embryos zusammen, treffen sich mit ihren Rändern in der Medianebene und verwachsen dort untereinander längs einer Linie, der Amnionnaht, die sich von vorn nach rückwärts schließt. Nur an einer kleinen Stelle, nahe dem Schwanz-

ende, unterbleibt längere Zeit der Verschluß und erhält sich eine kleine Öffnung als Amnionloch oder Amnionnabel. Auch dieser schließt sich beim Hühnerembryo zwischen der 75.—85. Stunde der Bebrütung (SCHAUINSLAND).

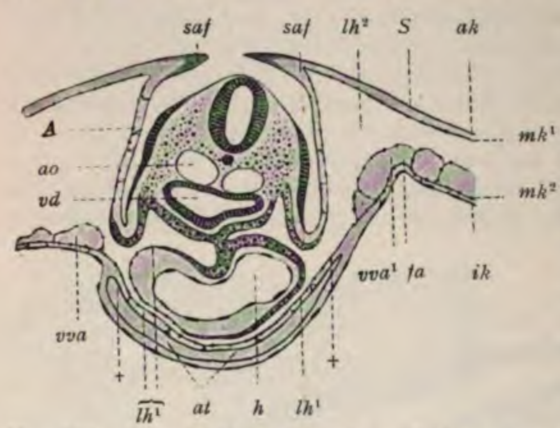


Fig. 328. **Querschnitt durch einen Embryo vom Albatroß.** Nach SCHAUINSLAND. *A* Amnion; *at* Amniontasche; *saf* seitliche Amnionfalte; *fa* falsches Amnion, Amnion (C. FR. WOLFF) = Amnionkappe (v. BÄR); *S* seröse Hülle; lh^1 Leibeshöhle (Herzhöhle); lh^2 außerembryonale Leibeshöhle; † Stelle, an der die embryonale in die außerembryonale Leibeshöhle übergeht; *ao* Aorta; *vva* und vva^1 linke und rechte Vena vitellina anterior; *h* Herz (Endothel desselben); *vd* Vorderdarm; *ak*, *ik*, mk^1, mk^2 äußeres, inneres, mittleres Keimblatt.

Die Verwachsung der Amnionfalten erfolgt genau in derselben Weise wie die auf S. 159 beschriebene Verwachsung der Medullarfalten. Jede Falte (Fig. 328) besteht aus zwei Blättern, einem inneren und einem äußeren, die am Umschlagsrand ineinander übergehen und durch einen Spalt getrennt werden, welcher ein Teil der außerembryonalen Leibeshöhle ist. Wenn die Falten sich mit ihren Firsten aneinanderlegen, verschmelzen sie, vorn beginnend und nach hinten allmählich fortschreitend, mit ihren Ektodermflächen und erzeugen so die ektodermale Amnionnaht, die längere Zeit bestehen bleibt und bei der

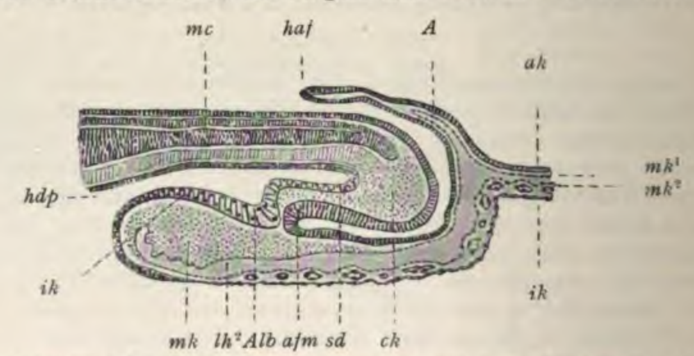


Fig. 329. **Medianer Längsschnitt durch das hintere Leibesende eines Hühnerembryos (aus der zweiten Hälfte des dritten Brüttages).** Nach DUVAL. *Alb* Allantoisbucht; *sd* Schwanzdarm; *hdp* hintere Darmpforte; *A* Amnion; *haf* hintere Amnionfalte; *afm* Aftermembran; lh^2 außerembryonale Leibeshöhle; *ck* Caudalknoten, Anlage des Schwanzes; *ak*, *ik*, mk^1, *mk*, äußeres, inneres, mittleres Keimblatt, *mc* Medullarkanal.

Flächenbetrachtung des vom Dotter abpräparierten Embryos als zarte Längslinie beobachtet wird (Fig. 330). Später trennt sich in der Naht das durch Verschmelzung entstandene äußere vom inneren Ektodermblatt, so daß jetzt an der ursprünglichen Faltenfirste die Hautfaserblätter von links nach rechts aneinanderrücken (Fig. 331) und durch

ihre Verschmelzung die **sekundäre Mesodermnaht** (an^1) des Amnion liefern (HIROTA, SCHAUINSLAND), die vom 6.—10. Tage der Bebrütung die ektodermale Amnionnaht verdrängt. Die Mesodermnaht (an^1) bleibt bis zum Ende der Bebrütung erhalten.

Durch den ausführlich geschilderten Faltungsprozeß sind über dem Rücken des Embryos jetzt **zwei Hüllen, eine innere und eine äußere, das Amnion** (Fig. 331 *A*) **und die seröse Hülle** (*S*), **entstanden.**

Das Amnion ist ein Produkt der inneren Faltenblätter (Fig. 331 *A*). Es bildet um den Embryo in der ersten Zeit nach seiner Entstehung einen dicht anliegenden Sack, der nur eine sehr kleine, mit Flüssigkeit erfüllte Amnionhöhle einschließt.

Fig. 330. **Embryo vom Albatroß. (Diomedea immutabilis Rotsch), von der Rückenseite betrachtet.** Nach SCHAUINSLAND. Die Mesodermflügel haben sich vorn vereinigt, so daß jetzt die ehemals mesodermfreie Stelle des Blastoderms verschwunden ist. Die außerembryonale Leibeshöhle (lh^2) dringt auch in diese Gegend hinein; vorn haben sich die beiden Säcke derselben noch nicht vereinigt, so daß hier also noch ungespaltenes Mesoderm vorhanden ist (*mk*); weiter nach hinten dagegen stoßen sie zusammen und bilden ein mesodermales Mesenterium (an^1), welches später bis zur Nackengegend des Embryos wieder verschwindet, jetzt aber noch unmittelbar in die hintere Amnionnaht (*an*) übergeht. In dem vorderen Teile der Leibeshöhle schimmern die auf der Ventralseite in der viszeralen Mesodermlamelle gelegenen Gefäße hindurch; die beiden vorderen Dottervenen (*vva* und vva^1) sind noch weit voneinander getrennt, ein Zeichen, daß der mesodermfreie Teil des Kopfamnion an der unteren Seite noch eine bedeutende Größe besitzt. Die vorderen Venen gehen seitlich in den Sinus terminalis (*st*) über, dessen Kreis zwischen den Venen noch nicht geschlossen ist. Der nach unten abgebogene Kopf ist durch das Amnion zum größten Teil verdeckt, nur das eine Auge schimmert hindurch. *A* Amnion; *vaf* vordere, *saf* seitliche, *haf* hintere Amnionfalte; *pr* Rest des Primitivstreifens; *aom* Arteria omphalomesenterica; *arp* Area pellucida; *aro* Area opaca; lh^2g Grenze der außerembryonalen Leibeshöhle; *de* vom mittleren Keimblatt noch freies Dotterentoderm.

Die seröse Hülle, die sich von den äußeren Faltenblättern (Fig. 331*S*) herleitet, liegt dem Amnionsack als ein sehr zartes und durchsichtiges Häutchen dicht an und schließt ihn von außen ein.

Wenn wir jetzt einen Rückblick auf die im vorigen Kapitel beschriebenen Verhältnisse tun und die Entwicklung der Fische mit der Entwicklung der Reptilien und Vögel vergleichen, so ist bei diesen eine bedeutende Komplikation eingetreten. Während bei den Fischen der außerembryonale Bezirk der Rumpfplatte (Somatopleura) nur zum Hautdottersack wird, liefert er bei Reptilien und Vögeln durch einen Faltungsprozeß zwei Säcke.

Durch Einhüllung des zarten Embryos in den Amnionsack und die seröse Hülle ist ein Schutzorgan entstanden, welches den durch die Ablage der Eier an das Land herbeigeführten schädigenden Momenten verschiedener Art, dem eintrocknenden Einfluß der atmosphärischen Luft, mechanischen Insulten usw., entgegenwirkt. Denn der Amnionsack gewährt den Embryonen der Reptilien und Vögel noch einen besonderen Vorteil dadurch, daß sich in seiner Höhlung eine eiweißhaltige, salzige Flüssigkeit, der Liquor amnii, ansammelt. In ihr schwimmt der zarte, leicht zu verletzende Embryo gewissermaßen wie der Fisch im Wasser und führt Bewegungen aus. Ferner wird er, wie SCHAUINSLAND geltend macht, dadurch, daß er im Amnionsack frei schwebt, in einer für die normale Gestaltung des Tieres notwendigen Gleichgewichtslage erhalten. Begünstigend für die Entstehung der Eihüllen wird wohl auch der Faktor wirken, daß der embryonale Körper, wenn er durch Zusammenfalten der Blätter des Blastoderms gebildet wird,

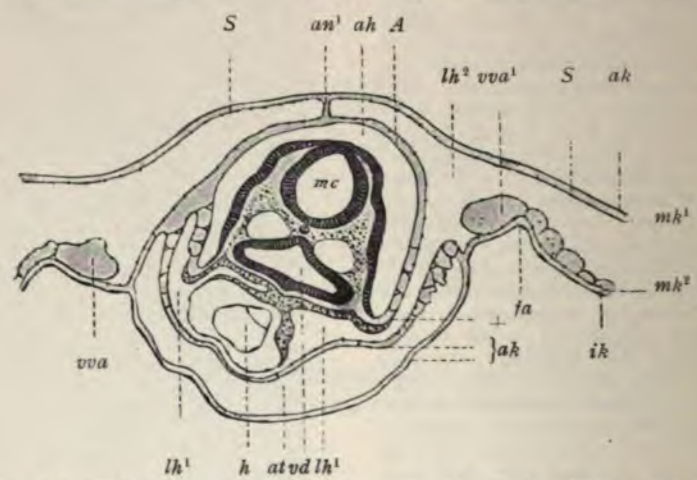


Fig. 331. **Querschnitt durch einen Embryo vom Albatroß.** Nach SCHAUINSLAND. *A* Amnion; *ah* Amnionhöhle; *at* Amniontasche; *fa* falsches Amnion; *S* seröse Hülle; *lh*¹ Leibeshöhle (Herzhöhle); *lh*² außerembryonale Leibeshöhle, + Stelle, an der die embryonale in die außerembryonale Leibeshöhle übergeht; *vva* und *vva'* linke und rechte Vena vitellina anterior; *h* Herz (Endothelsäckchen); *an'* mesodermales Mesenterium, vorderer Teil der Amnionnaht; *ak* äußeres Keimblatt; *ik* inneres, *mk*¹, *mk*² mittleres Keimblatt (punktierte Linie); *mc* Medullarkanal; *vd* Vorderdarm.

in dem Dotter, dessen oberflächliche Schichten unter der Embryonalanlage verflüssigt und resorbiert werden, etwas einsinkt. Man kann sich leicht vorstellen, wie hierdurch ein Anstoß gegeben wird, daß sich nun die Teile, welche bei den Fischen zum Hautdottersack werden (Fig. 324 u. 325 *as*), als Amnionfalten rings um die kleine Embryonalanlage herumschlagen und sie um so vollkommener einhüllen, je tiefer sie in den Dotter einsinkt.

In einigen Abteilungen der Reptilien und Vögel sind einzelne Abweichungen von dem eben dargestellten Bild der Amnionentwicklung des Hühnerembryos beobachtet worden. So kommt es bei Embryonen der Schildkröte nicht zur Bildung einer Schwanzscheide, dagegen verlängern sich die seitlichen Amnionfalten oft noch eine große Strecke über das Schwanzende hinaus und erzeugen, wenn sie mit ihren Firsten ver-

wachsen, einen leeren Kanal, den Amniongang, der oft länger als der Embryo selbst wird und an seinem hinteren Ende mit einem Loch, dem Amniontrichter oder Nabel, an der Eioberfläche ausmündet. Auch bei einigen Vögeln hat SCHAUINSLAND ähnliches beobachtet. —

Der aus den beiden primären Keimblättern aufgebaute vordere Bezirk des Amnion, das sogenannte Proamnion, erhält sich als solches längere Zeit und läßt sich, wenn der Gefäßhof entstanden ist, dadurch unterscheiden, daß in ihm die Gefäßbildung ausbleibt infolge des fehlenden mittleren Keimblattes. Allmählich aber dringt dieses auch in das Proamnion ein und läßt, indem es sich in Haut- und Darmfaserblatt spaltet, auch hier sich das Keimblasencölom ausbreiten. So schwindet allmählich der als Proamnion beschriebene Bezirk vollständig, worauf der Amnionsack in allen seinen Teilen aus äußerem Keimblatt und anliegendem Hautfaserblatt zusammengesetzt ist.

Infolge dieser Vorgänge wird bei einer Anzahl von Vögeln eine Art von Mesenterium hervorgerufen, welches den vorderen Abschnitt des Amnion nach unten mit dem Dottersack und nach oben mit der serösen Hülle in Verbindung setzt. Das Mesenterium entsteht dadurch, daß die sich verschiebenden paarigen Mesodermhörner (Fig. 326 *mkh*) sich in der Medianebene treffen und zu einem Septum verschmelzen. Bei der peripheren Ausbreitung und Vergrößerung des Blastoderms kann weiterhin der Amnionsack, da er durch das Mesenterium nach vorn an der serösen Hülle und dem Dottersack festgeheftet ist, in einen vorn spitz auslaufenden hohlen, zuweilen sehr langen Blindsack ausgezogen werden, welchen SCHAUINSLAND, der Entdecker der erwähnten Eigentümlichkeiten, als „vorderen Amnionzipfel“ (*azh*) beschrieben hat (Fig. 332).

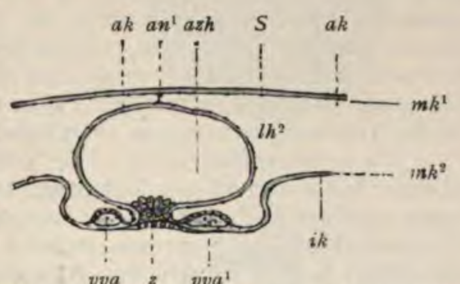


Fig. 332. **Querschnitt durch den vorderen Amnionzipfel eines Embryos von Puffinus cuneatus Salv.** Nach SCHAUINSLAND. *azh* Höhle des vorderen Amnionzipfels; *vva* linke; *vva*¹ rechte vordere Dottervene; *an*¹ Mesodermseptum zwischen den beiden außerembryonalen Leibeshöhlensäcken *lh*²; dasselbe heftet den Amnionzipfel an die seröse Hülle *S*; *ak* äußeres Keimblatt, *ik* inneres Keimblatt, *mk*¹ und *mk*² mittleres Keimblatt (punktierte Linie); *z* zottenförmige Zellen im Ektoderm an der ventralen Seite des Amnionzipfels.

Es ist jetzt noch in einigen Sätzen auf das weitere Verhalten von Amnion und seröser Hülle einzugehen.

Der Amnionsack bleibt bis zum Ende der embryonalen Entwicklung mit einer kleinen Stelle am Bauch des Embryos, die der Hautnabel heißt, in Verbindung. In den Fig. 325 u. 336 ist diese Stelle durch eine ringförmige Linie (*hn*) kenntlich gemacht. Hier setzen sich die einzelnen Schichten der Rumpfwand in entsprechende Schichten des Amnion fort, so z. B. die Epidermis des Körpers in eine Epithellage, welche die Amnionhöhle auskleidet. Der Hautnabel der Reptilien und Vögel entspricht daher dem gleichnamigen Gebilde der Fischembryonen (Fig. 325 *hn*), an welchem ja auch der Hautdottersack mit seiner stielförmigen Verlängerung in die Bauchwand übergeht. Wie bei den Fischen, umschließt er (Fig. 334—336 *hn*) eine Öffnung, welche den im Embryo gelegenen Teil der Leibeshöhle (*lh*¹) mit dem außerembryonalen, zwischen

den Eihüllen befindlichen Teil (lh^2) verbindet. Ferner tritt durch die Öffnung der am embryonalen Darm befestigte Stiel des Dottersacks oder der Dottergang hindurch, der in den oben genannten Figuren durch den kleinen Ring (*dn*) bezeichnet ist.

Am Anfang seiner Entstehung ist der Amnionsack klein, vergrößert sich aber mit jedem Tage der Bebrütung, indem er mit dem Wachstum des Embryos Schritt hält und eine größere Menge von Amnionflüssigkeit einschließt.

Gleichzeitig wird seine Wandung kontraktil. In seinem Hautfaserblatt bilden sich einzelne Zellen zu kontraktilen Fasern aus, die beim Hühnerembryo vom 5. Tage der Bebrütung an rhythmische Bewegungen veranlassen. Man kann die Bewegungen bei unverletzter Eischale beobachten, wenn man die Eier gegen eine helle Lichtquelle hält und sich dabei des von PREYER konstruierten Ooskops bedient. Es läßt sich dann feststellen, daß das Amnion in der Minute etwa zehn Zusammenziehungen ausführt, welche, von einem Pole beginnend, zum entgegengesetzten Ende nach der Art fortschreiten, wie sich ein Wurmkörper zusammenzieht. Dadurch wird die Amnionflüssigkeit in Bewegung gesetzt und der Embryo in regelmäßiger Weise von einem Ende zum anderen geschaukelt und gewiegt. Das Wiegen des Embryos, wie PREYER sich ausdrückt, wird in späteren Tagen der Bebrütung immer deutlicher, da die Amnionkontraktionen energischer werden.

Die seröse Hülle (Fig. 335, 336 *S*) ist eine vollkommen durchsichtige, leicht zerreißbare Membran, welche der Dotterhaut oder Membrana vitellina fest anliegt. Sie besteht aus zwei dünnen Zellblättern, die ihren Ursprung von dem äußeren Keimblatt und dem parietalen Mittelblatt herleiten. Als eine gesonderte Bildung ist die seröse Hülle anfänglich (Fig. 335) nur im Bereich des Amnion und des Embryos vorhanden, soweit als sich die Leibeshöhle im mittleren Keimblatt gebildet hat. Sie vergrößert sich dann in demselben Maße, als der Dotter umwachsen wird und der Gefäßhof sich nach abwärts ausdehnt. Parietales und viszerales Mittelblatt weichen mehr und mehr auseinander, bis schließlich (beim Hühnchen gegen Ende der Bebrütung) eine Trennung im ganzen Umfang der Dotterkugel erfolgt ist. Stadien dieses Prozesses zeigen uns die Fig. 334—336. In der letzten Figur, welche den Befund etwa von dem 7. Tage der Bebrütung darstellt, ist der außerembryonale Teil der Leibeshöhle schon sehr ansehnlich geworden; die seröse Hülle ist, mit Ausnahme einer kleinen Stelle am vegetativen Pol des Dotters, überall als eine gesonderte Bildung angelegt.

Im Zusammenhang damit verändert sich auch die Wand des Dottersacks. Während sie am Anfang der Umwachsung eine Strecke weit von allen Keimblättern gebildet wird, setzt sie sich nach Ablösung der serösen Hülle nur noch aus dem Darmdrüsenblatt und dem viszeralen Mittelblatt zusammen.

2. Die Allantois.

Während die Entwicklung des Amnion noch vor sich geht, bildet sich bei den Reptilien und Vögeln ein nicht minder wichtiges embryonales Organ, die Allantois oder der Harnsack. Derselbe hat zwei verschiedene Funktionen gleichzeitig zu erfüllen. Einmal dient er, wie schon sein Name sagt, zur Aufnahme der Ausscheidungsprodukte, die während des Embryonallebens von Niere und Urniere geliefert

werden, und zweitens ist er noch vermöge seines Blutgefäßreichtums und der oberflächlichen Lage, welche er erhält, das wichtigste embryonale Atmungsorgan.

Der Harnsack nimmt aus dem letzten Teil des Enddarms, der später als Kloake bezeichnet wird, seinen Ursprung; er ist hier beim Hühnerembryo in seiner ersten Anlage schon am Ende des 2. Tages nachzuweisen, zu einer Zeit, wo die Wandungen des Enddarms noch in Entwicklung begriffen sind. Er erscheint dann als eine kleine, blindsackartige Ausbuchtung (*Alb*) an der vorderen Wand der Darmplatte (Fig. 320, 321, 329).

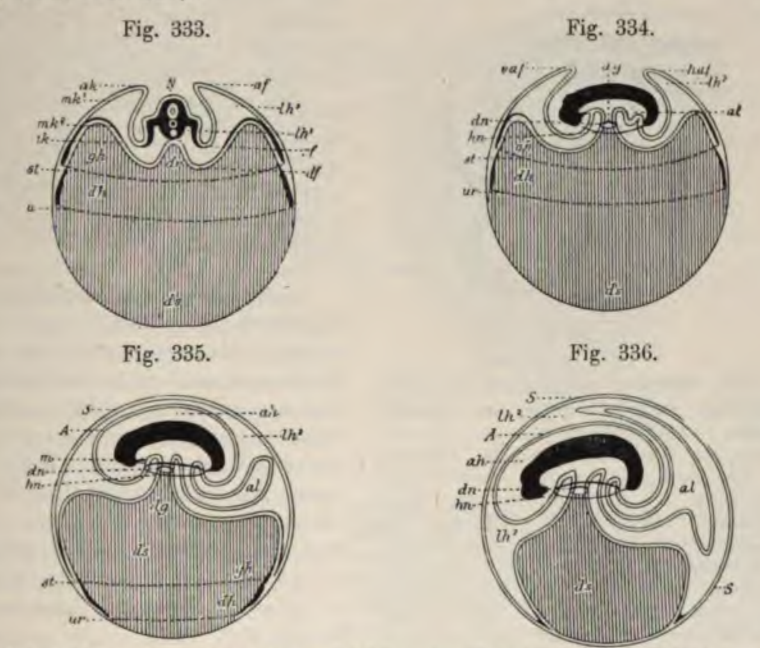


Fig. 333—336. **Schematische Quer- und Längsdurchschnitte durch das Hühnerei auf verschiedenen Stadien der Bebrütung. Der Embryo ist im Verhältnis zum Nahrungsdotter der Deutlichkeit wegen viel zu groß dargestellt.** Nach O. HERTWIG.

Fig. 333 u. 334. **Quer- und Längsdurchschnitt durch ein Hühnerei mit weit entwickelten Amnionfalten am 3. Tage der Bebrütung.**

Fig. 335. **Längsdurchschnitt durch ein Hühnerei mit geschlossenem Amnionsack** (*ah*), **seröser Hülle** (*S*), **Allantois** (*al*) **und Dottersack** (*ds*) **am Anfang des 5. Bruttages.**

Fig. 336. **Längsschnitt durch ein Hühnerei am 7. Bruttag.** In allen Figuren ist der Rücken des Embryos dunkelschwarz; der Nahrungsdotter ist durch vertikale Linien schraffiert. — In allen Figuren gelten dieselben Bezeichnungen: *ak* äußeres Keimblatt; *af* Amnionfalte; *vaf*, *haf*, *saf* vordere, hintere, seitliche Amnionfalte; *A* Amnion; *ah* Amnionhöhle; *al* Allantois; *dr* Darmrinne; *dg* Dottergang; *df* Darmfalten; *dn* Darmnabel; *dh* Dotterhof (Area vitellina) zwischen den punktierten Linien *st* u. *ur*; *ds* Dottersack; *gh* Gefäßhof; *hn* Hautnabel; *ik* inneres Keimblatt; *lh* Leibeshöhle; lh^1 embryonaler; lh^2 außerembryonaler Teil derselben (Keimblasencölom); *mk* mittleres Keimblatt; mk^1 seine parietale, mk^2 seine viszerale Lamelle; *N* Nervenrohr; *S* seröse Hülle; *st* Sinus terminalis, äußere Begrenzung des Gefäßhofes *gh* (Area vasculosa); *ur* Umwachsungsrand, Grenze der den Nahrungsdotter umwachsenden Keimblätter.

Die Ausstülpung ist nach innen vom Darmdrüsenblatt ausgekleidet, nach außen von einer Wucherung des Darmfaserblattes überzogen. Sie vergrößert sich rasch zu einer Blase, die in die Leibeshöhle hinein-

wächst (Fig. 334—336 *al*). Hierbei erweitert sich das blinde Ende, während der Anfangsteil, der in den Enddarm übergeht, sich verengt und zu einem hohlen Stiel, dem Harngang oder Urachus, verlängert.

Am 4. Tage ist der Harnsack so vergrößert, daß er in der embryonalen Leibeshöhle keinen Platz mehr findet und sich daher in ihren außerembryonalen Teil zwischen Darmstiel und Hautstiel hineindrängt (Fig. 335). Er gelangt so in den Raum zwischen Dottersack (*ds*) und Amnion (*A*), trifft dann auf die Innenfläche der serösen Hülle (*S*) und breitet sich unter ihr auf eine weite Strecke, und zwar über die rechte Seite des embryonalen Körpers aus. Schon vom 5. Tage an geht er mit der serösen Hülle, soweit er ihr anliegt, feste Verwachsungen ein; desgleichen verwächst sein inneres Blatt mit dem Amnion und später auch mit dem Dottersack.

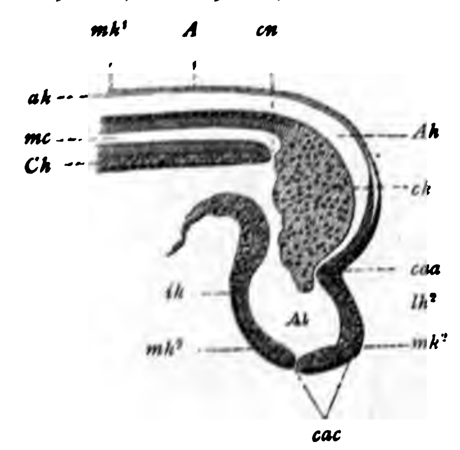


Fig. 337. **Medianer Längsschnitt durch das Hinterende eines Embryos von Lacerta muralis.** Nach SCHAUINSLAND. *Al* Allantois; *cac* Kommunikation der Allantois mit der außerembryonalen Leibeshöhle; *A* Amnion; *Ah* Amnionhöhle; *caa* Kommunikation zwischen der Allantois- und Amnionhöhle; *cn* Canalis neurentericus; *mc* Medullarkanal; *Ch* Chorda; *lh²* außerembryonale Leibeshöhle; *ch* Caudalknoten; Anlage des Schwanzes; *ak* äußeres Keimblatt; *ih* inneres Keimblatt; *mk¹* parietale, *mk²* viszerale Lamelle des mittleren Keimblattes.

Bei den Eidechsen zeigt der Harnsack (Fig. 337) bald nach seiner Anlage eigentümliche Verbindungen mit Nachbarhohlräumen, welche durch sekundär entstandene Öffnungen in seiner Wand hervorgerufen werden. Eine Öffnung (*cac*) führt in das Keimblasencölom, eine andere, der Canalis amnio-allantoideus (Strahl) in die Amnionhöhle hinein. Später verschwinden die Durchbohrungen wieder.

Hinsichtlich der weiteren Schicksale der Eihüllen beim Huhn mögen sich hier noch einige kurze Bemerkungen anschließen.

In dem Zeitraum vom 5. bis zum 11. Tage, also etwa bis zur Mitte der Bebrütung, treten an dem Dottersack, dem Amnion, der Allantois usw. folgende Veränderungen ein:

In der Wand des Dottersackes, der noch eine ansehnliche Größe beibehält, breitet sich in der früher geschilderten Weise der Gefäßhof über größere Strecken aus. Am 7. Tage bedeckt er etwa zwei Drittel (Fig. 334), am 10. Tage drei Viertel desselben, wobei die Grenzvene undeutlich wird und die scharfe Abgrenzung gegen den gefäßlosen Abschnitt aufhört.

Der Inhalt des Dottersackes ist durch chemische Veränderung der Dotterkonkremente verflüssigt worden. Von seiner Oberfläche hat sich die seröse Hülle (*S*), soweit sich der Gefäßhof ausgedehnt hat, durch Vergrößerung der außerembryonalen Leibeshöhle abgehoben. In den Zwischenraum ist gleichzeitig der Harnsack (Fig. 335 und 336) hineingewachsen. Er hat sich bis zum 10. Tage so sehr vergrößert, daß er einen kleinen Teil von Dottersack und Amnion unbedeckt läßt. e sackartige Beschaffenheit hat er jetzt mehr verloren. Denn zwischen

seinem äußeren Blatte, welches fast überall der inneren Fläche der serösen Hülle dicht anliegt, und seinem inneren Blatte, welches an Amnion und Dottersack angrenzt und mit ihnen überall fest verwachsen ist, findet sich nur ein unbedeutender, mit Harnwasser erfüllter Zwischenraum.

Der Harnsack ist ferner zu dieser Zeit ein sehr blutgefäßreiches Organ geworden und wird von den Nabelgefäßen gespeist, die uns in einem späteren Kapitel über das Blutgefäßsystem noch einmal beschäftigen werden. Am dichtesten ist das Blutgefäßnetz in seinem äußeren Blatte, welches sich an der Oberfläche des Eies ausbreitet; es dient hier zur Unterhaltung des embryonalen Atmungsprozesses. Denn von dem oberflächlich zirkulierenden Blute wird Kohlensäure abgegeben und Sauerstoff aufgenommen, teils direkt durch die Eischale, teils aus der am stumpfen Pole des Eies befindlichen Luftkammer (Fig. 19 *a.ch*), welcher ein großer Teil des Harnsackes anliegt.

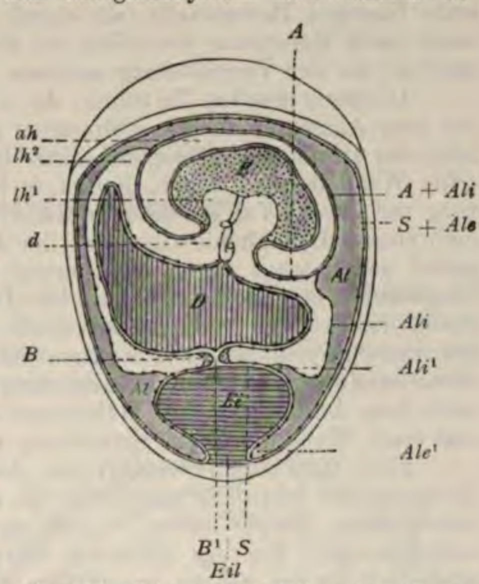


Fig. 338. **Schema der Eihäute des Hühnerembryos mit geringen Veränderungen.** Nach H. VIRCHOW (u. DUVAL). Embryo (*E*) punktiert, Allantois (*Al*) dunkler gefärbt, Dottersack (*D*) senkrecht gestrichelt, Eiweißsack (*Ei*) horizontal gestrichelt. Das mittlere Keimblatt ist durch eine punktierte Linie dargestellt. *A* Amnion; *ah* Amnionhöhle; *Ale* äußeres, *Ali* inneres Blatt der Allantois; *S* seröse Hülle; *A + Ali* Amnion mit dem inneren Allantoisblatt verwachsen; *S + Ale* seröse Hülle mit dem äußeren Allantoisblatt verwachsen; Ali^1 innere, Ale^1 äußere Randfalte der Allantois auf dem Eiweißsacke; *Eil* Eiweißsackloch (später durch das Zusammenwachsen der Falten Ale^1 völlig geschlossen); lh^1 Leibeshöhle, lh^2 außerembryonale Leibeshöhle; *B* Bindegewebsring (Mesodermwulst); B^1 zentrale Öffnung des Bindegewebsringes oder Dottersacknabelloch, aus dem in einem früheren Stadium der Dottersacknabelsack (hier nicht gezeichnet) hindurchtritt, später schließt sich diese Öffnung völlig; *d* Darmschlinge.

Außer zur Respiration dient endlich der Harnsack auch noch zur Resorption des Eiweißes, welches während der Bebrütung immer mehr eingedickt und am spitzen Pole des Eies zu einem Klumpen zusammengedrängt wird. Er umwächst es und hüllt es in einen Sack (Fig. 338 *Ei*) ein, dessen epitheliale Oberfläche von der serösen Hülle abstammt, die von dem wuchernden Harnsack mit ausgestülpt worden ist. An der Innenfläche des Eiweißsackes (H. VIRCHOW) entwickeln sich blutgefäßreiche Zotten, welche sich in das Eiweiß hineinsenken und von DUVAL, der zuerst auf diese Verhältnisse aufmerksam gemacht hat, als Placenta beschrieben worden sind.

Auch die Luftkammer hat während der Bebrütung Veränderungen erlitten und sich durch Auseinanderweichen der beiden Blätter der Schalenhaut, in welche sie eingeschlossen ist (Fig. 19, S. 69), unter Luftaufnahme ausgedehnt.

Das Amnion endlich, welches am Anfange seiner Entstehung dem Embryo ziemlich dicht anliegt, hat sich vergrößert und ist zu einem mit Amnionwasser stark angefüllten Sack geworden (Fig. 336). Seine

schon oben beschriebenen, rhythmischen Zusammenziehungen werde
am 8. Tage am lebhaftesten und kräftigsten und nehmen von da bi
zum Ende der Bebrütung an Häufigkeit und Stärke ab.

Infolge aller dieser Wachstumsvorgänge beansprucht der Embry
mit Anhängen jetzt einen viel größeren Raum als am Anfange der Be
brütung. Er gewinnt ihn dadurch, daß das den Dotter umgebend
Eiweiß oder Albumen sich erheblich vermindert, indem namentlic
seine flüssigen Bestandteile teils durch Verdunstung nach außen, tei
auch durch Resorption von seiten des Embryos schwinden. Die Dotte
haut ist bei der Vergrößerung zerrissen worden.

In einem zweiten Zeitraum, der vom 11. bis zum 21. Tage od
bis zum Ausschlüpfen des Hühnchens reicht, wird der Dottersack i
folge der stärkeren Aufsaugung seines Inhaltes mehr und mehr schlaf
seine Wand beginnt sich in Falten zu legen, die in meridionaler Ric
tung verlaufen. Von der serösen Hülle wird er jetzt, da sich die auße
embryonale Leibeshöhle rings um ihn ausgedehnt hat, vollständig a
gelöst und hierauf durch Verkürzung des Darmstieles näher an d
Bauchwand herangezogen. Am 19. Tage der Bebrütung beginnt
durch den sehr eng gewordenen Hautnabel in die Bauchhöhle selb
hineinzuschlüpfen, wobei er während des Durchtritts durch die Bauc
wand Sanduhrform annimmt. Hier wird sein Inhalt in den ersten Tag
nach dem Auskriechen des Hühnchens aus dem Ei rasch rückgebild
und seine Wandung unter Mitwirkung von Leukocyten aufgelöst.

Eine Rückbildung erfährt das Amnion, insofern die Flüssigk
abnimmt und fast ganz schwindet, bis die Membran wieder dicht de
embryonalen Körper anliegt. Auch das Eiweiß wird fast vollstän
aufgebraucht. Nur der Harnsack fährt zu wuchern fort und wäch
schließlich an der ganzen Innenfläche der serösen Hülle so vollstän
herum, daß seine Ränder sich treffen und untereinander zu ein
Sack verschmelzen, der den Embryo und das Amnion vollständig ei
schließt. Mit der serösen Hülle verklebt er so fest, daß seine L
trennung nicht mehr gelingen will.

Das Harnwasser nimmt gegen Ende der Bebrütung gleichfal
ab und ist zuletzt, wie das Amnionwasser, ganz verschwunden. Infolg
dessen gibt es in der Allantois Niederschläge von Harnsalzen, die imm
massenhafter werden.

Amnion und Harnsack bilden sich schließlich vollständig zurüc
Indem das Hühnchen kurze Zeit vor dem Ausschlüpfen die es bedecke
den Hüllen mit dem Schnabel durchstößt, fängt es an, die in der größ
gewordenen Luftkammer enthaltene Luft direkt einzuatmen. Ei
Folge davon ist, daß sich im Harnsacke der Blutkreislauf verlangsa
und endlich ganz aufhört. Die zuführenden Nabelgefäße obliterier
Amnion und Allantois sterben ab, trocknen ein, lösen sich dann vo
Hautnabel ab, der sich am letzten Tage vor dem Ausschlüpfen schließ
und werden, wenn das Küchlein die Eischale verläßt, mit dieser a
dürftige Überreste abgestreift.

DREIZEHNTES KAPITEL.

Die Eihüllen der Säugetiere.

In ihren frühesten Entwicklungsstadien zeigen die Eihäute der Säugetiere mit denjenigen der Reptilien und Vögel eine außerordentliche Übereinstimmung (Fig. 339). Wir finden einen Dottersack mit reichem Gefäßnetz (*UV*), ein Amnion (*am*), und eine äußere Hülle, welche der serösen Hülle der Reptilien und Vögel entspricht, aber bei Säugetieren und beim Menschen gewöhnlich als das Chorion (*sz*) bezeichnet wird (τὸ χόριον = Haut). Diesen Namen werde ich auch im folgenden allein gebrauchen. Zu ihnen gesellt sich endlich auch noch eine Allantois (*ALC*). Beim Vergleich mit den Sauropsiden finden wir ferner, daß sich der Embryo in derselben Weise wir dort aus einem kleinen Bezirk der Keimblase aus der Embryonalanlage oder dem Embryonalschild entwickelt, indem er sich von dem außerembryonalen Bezirk abschnürt und mit ihm nur durch einen Darm- und einen Hautstiel in Verbindung bleibt.

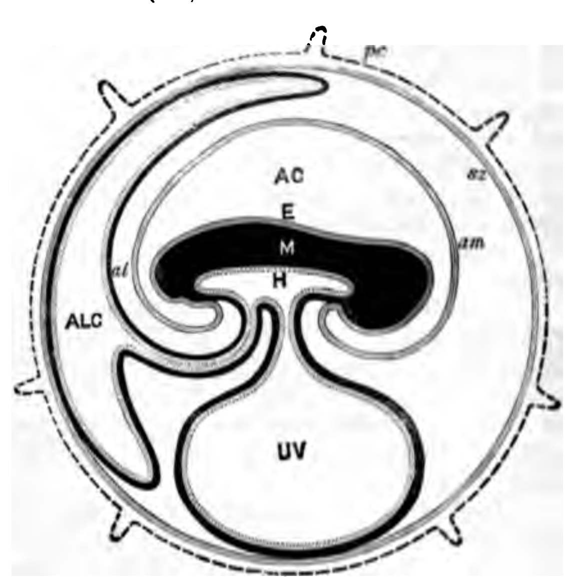


Fig. 339. **Schema der Eihäute eines Säugetieres.** Nach TURNER. *pc* Veränderte Zona pellucida (Prochorion); *sz* Chorion; *E* äußeres Keimblatt des Embryos; *am* Amnion; *AC* Amnionhöhle; *M* mittleres Keimblatt des Embryos; *H* inneres Keimblatt desselben; *UV* Dottersack (Vesica umbilicalis); *ALC* Allantoishöhle; *al* Allantois.

Die Übereinstimmung wird eine auffällige und regt zu weiterem Nachdenken an, wenn wir in Betracht ziehen, daß die namhaft gemachten Entwicklungsprozesse in erster Linie durch die Ansammlung von Dottermaterial in den Eiern der Reptilien und Vögel hervorgerufen

werden, und daß die Eier der meisten Säugetiere des Dotters so gı
wie ganz entbehren, von sehr geringer Größe sind, eine totale Furchun
durchmachen und in allen diesen Beziehungen mehr den Eiern d
Amphioxus gleichen.

Warum erleidet nun der Säugetierkeim trotzdem Metamorphose
die in anderen Fällen nur Folge der Dotteransammlung sind? Waru
entwickelt sich bei ihm ein Dottersack, der keinen Dotter enthält, m
einem Blutgefäßsystem, das zur Dotterresorption bestimmt ist?

Zur Erklärung dieser Verhältnisse müssen wir zu einer Hypothe
unsere Zuflucht nehmen, auf welche schon bei Besprechung der Kei
blattbildung der Säugetiere kurz hingewiesen wurde. Sie läßt si
etwa so formulieren und begründen:

Die Säuger müssen von Vorfahren abstammen, welc
große, dotterreiche Eier besessen haben, ovipar gewese
sind, und bei denen sich infolgedessen die embryonale
Hüllen in gleicher Weise wie bei Reptilien und Vöge
entwickelt haben. Bei ihnen müssen die Eier erst nac
träglich ihren Dottergehalt wieder eingebüßt haben, u
zwar von dem Zeitpunkt an, als sie nicht mehr nach außen abgele
sondern in der Gebärmutter entwickelt wurden. Denn hiermit w
für den werdenden Keim eine neue und ergiebigere, weil unbeschränk
Quelle der Ernährung gefunden in Substanzen, die von den Wandung
der Gebärmutter ausgeschieden wurden. Es bedurfte daher nicht me
der Mitgift des Dotters. Die Hüllbildungen aber, die durch den Dott
gehalt der Eier ursprünglich ins Dasein gerufen worden waren, hab
sich erhalten, weil sie auch noch in mancher anderen Beziehung v
Nutzen waren, und weil sie unter Wechsel ihrer Funktion in den Dien
der Ernährung durch die Gebärmutter traten und demen
sprechende Abänderungen erfuhren.

Zugunsten dieser Hypothese können drei Tatsachen angefüh
werden.

Erstens sind bei den niedersten Säugetierklassen, wie bei d
Monotremen und Beuteltieren, die Eier noch größer als bei den Placenta
tieren; sie zeichnen sich durch einen stärkeren Gehalt an Dotter au
welcher bei Ornithorhynchus z. B. in größeren und kleineren, fettglänze
den, dicht zusammenliegenden Kugeln abgelagert ist. Die Eier bilde
in dieser Beziehung zu denjenigen der Reptilien und Vögel einen Übe
gang.

Zweitens ist beobachtet worden, daß die Monotremen, die nied
rigste Abteilung der Säugetiere, wie die Reptilien und die Vögel, eie
legend sind. Vor einer Reihe von Jahren haben zwei Forscher, HAACK
und CALDWELL, die interessante Entdeckung gemacht, daß Echidn
und Ornithorhynchus, anstatt lebende Junge zu gebären, wie man frühe
glaubte, in eine pergamentartige Schale eingehüllte, gegen 2 cm groß
Eier ablegen und in ihrem Brutbeutel, der Mammartasche, mit sic
herumtragen.

Drittens verharren die Eihäute bei den Beuteltieren, welche nächs
den Monotremen als die am tiefsten stehenden Säugetiere aufzufasse
sind, obwohl die Entwicklung in der Gebärmutter vor sich geht, dauern
in einem Zustande, der demjenigen der Vögel und Reptilien ähnlic
ist. Wie wir durch OWEN und SELENKA wissen, besitzt der in ein weite
Amnion eingehüllte Embryo einen sehr großen und gefäßreichen Dotter
sack, der bis an die seröse Membran heranreicht, ferner eine klein

Allantois und eine seröse Membran. Letztere liegt den Uteruswandungen dicht an, ohne aber mit ihnen enger verbunden zu sein. Nach Resorption des Dotters werden daher wahrscheinlich Substanzen, welche von der Gebärmutter abgesondert werden, durch das Blutgefäßnetz des Dottersackes aufgenommen. So beginnt zwar eine Art intrauteriner Ernährung sich bei den Beuteltieren auszubilden; sonst aber liegt der Embryo mit seinen Hüllen in der Höhle der Gebärmutter, wie der Vogel- oder Reptilienembryo mit seinen Hüllen in der festen Eischale.

Nach Begründung der schon von verschiedenen Seiten (Rabl usw.) geäußerten Hypothese, daß die Eier der Säugetiere ursprünglich dotterreicher gewesen sein müssen, wenden wir uns zur genaueren Beschreibung der Eihüllen. Was die ersten Entwicklungsstadien betrifft, so verfolgen wir sie beim Kaninchen, weil seine Entwicklungsgeschichte am häufigsten untersucht ist, und werden dann, um uns das Verständnis für den Bau der menschlichen Placenta zu erleichtern, in einer kurzen Skizze zeigen, wie sich in der Klasse der Säugetiere engere anatomisch-physiologische Beziehungen zwischen der Schleimhaut der Gebärmutter und den embryonalen Hüllen in verschiedener Weise herausbilden. Mit den Eihüllen des Menschen werden wir uns in einem besonderen Kapitel beschäftigen. —

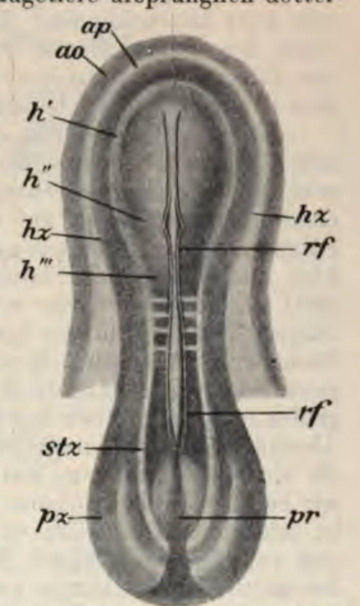


Fig. 340. **Embryonalanlage vom Kaninchen von 9 Tagen mit einem Teil des hellen Fruchthofes.** Nach Kölliker. *ap*, *ao* heller, dunkler Fruchthof; *h'*, *h''*, *h'''* Medullarplatte in der Gegend der ersten, zweiten, dritten Hirnblase; *stz* Stammzone; *pz* Parietalzone; *rf* Rückenfurche; *pr* Primitivstreifen.

Wenn beim Kaninchen das in die Gebärmutter gelangte Ei sich hierselbst zu der schon früher beschriebenen Keimblase umgewandelt hat, ist es noch von der Zona pellucida eingehüllt. Diese ist mittlerweile zu einem dünnen Häutchen (Prochorion), welches später zerstört wird, ausgedehnt worden.

Die Keimblase nimmt an Ausdehnung rasch zu und wächst vom 5. bis zum 7. Tage etwa von 1,5 mm auf 5 mm Größe heran. Infolge dieser Größenzunahme legt sich das Prochorion der Innenfläche der Gebärmutter am 7. und 8. Tage so innig an, daß es immer schwieriger und zuletzt unmöglich wird, die Eier ohne Verletzung abzulösen. Denn beim Zerreißen des mit den Uteruswandungen verklebten Prochorions wird gewöhnlich die ihm dicht anliegende, dünne Keimblase beschädigt und eröffnet, worauf sie unter Ausfließen ihres Inhaltes zusammenfällt. Auch ihr Inhalt hat Veränderungen erlitten, welche die Untersuchung erschweren; er hat an Konsistenz so zugenommen, daß er der Dicke des Hühnereiweißes fast gleichkommt.

Während des Festsetzens vergrößert sich die Embryonalanlage und nimmt, während sie ursprünglich rund war, eine immer mehr gestreckte Form an. Sie wird am 7. Tage oval, dann birnförmig und gewinnt am 8. Tage eine immer ausgeprägtere, sohlenartige Gestalt, wobei sie bis zu einer Länge von etwa 3,5 mm heranwächst (Fig. 340).

Wie schon in den vorausgegangenen Kapiteln beschrieben wu
breitet sich in dieser Zeit das mittlere Keimblatt in der Embryo
anlage aus, bildet sich die Medullarfurche (Fig. 340 *rf*), die Cho
eine Anzahl von Rückensegmenten, erscheint am 8. Tage die erste
lage von Gefäßen und Blut im Gefäßhof. Am 9. und 10. Tage fa
sich die Embryonalanlage zum embryonalen Körper zusammen
schnürt sich vom übrigen Teile der Keimblase ab, aus welcher
gleichzeitig verschiedene Eihäute zu entwickeln beginnen. Alle d
Vorgänge sind bei den Säugetieren in ihren Anfangsstadien diesel
wie bei den Reptilien und Vögeln, so daß wir uns bei ihrer Beschreib
sehr kurz fassen können. Zur Veranschaulichung mögen die schem
schen Zeichnungen dienen, welche von KÖLLIKER von der Entwickl
der Eihäute der Säugetiere entworfen worden sind, und welche s
dem in vielen Lehrbüchern Aufnahme gefunden haben (Fig. 341, 1—

Schema 1 zeigt uns eine Keimblase, die beim Kaninchen e
dem 7.—8. Tage entsprechen würde. Nach außen ist sie noch von
sehr verdünnten Dotterhaut (*d*) eingeschlossen, die jetzt auch P
chorion genannt wird; auf ihrer Außenfläche haben sich bei manc
Säugetieren Eiweißflocken und -Zöttchen aus der von der Uterusschle
haut ausgeschiedenen Flüssigkeit niedergeschlagen. Das innere Ke
blatt (*i*), das an einer nur wenig jüngeren Keimblase, wie sie in Fig.
dargestellt ist, nur bis zur Linie *b* reicht und noch ein Drittel ihrer Inn
fläche unbedeckt läßt, ist jetzt ganz bis zum vegetativen Pole her
gewachsen. Das mittlere Keimblatt (*m*) ist in voller Entwicklung
griffen und nimmt etwa den vierten Teil der Blasenwand ein. Ein kle
Abschnitt dieser dreiblätterigen Region enthält die Embryonalanla
die sich etwa auf dem Entwicklungsstadium befinden würde, welc
wir bei der Ansicht von der Fläche in der Fig. 212 vor uns haben.
ist eiförmig und zeigt in der hinteren Hälfte den Primitivstreifen (
und vor ihm einen langen Kopffortsatz (*kf*); der außerembryonale
des mittleren Keimblattes kann als Gefäßhof bezeichnet werden, da s
in ihm die ersten Anfänge der Gefäß- und Blutbildung bemerkbar mach

Bei dem in Schema 2 abgebildeten, schon viel weiter entwickel
Embryo (beim Kaninchen etwa am 9. Tage) hat sich das mittlere Ke
blatt etwa über den dritten Teil der Keimblase ausgebreitet und schli
jetzt eine deutlich sichtbare Leibeshöhle ein, indem parietales u
viszerales Mittelblatt sowohl im embryonalen als auch im außerembr
nalen Bezirk auseinandergewichen sind. Er reicht bis zu der mit
bezeichneten Stelle, an welcher sich als äußere Grenze des nun deutl
ausgeprägten Gefäßhofes der Sinus terminalis befindet.

Die Embryonalanlage ist in Abschnürung von der Keimbl
begriffen. Kopf- und Schwanzende des Embryos haben sich du
Faltung der einzelnen Blätter in derselben Weise wie beim Hühnch
vom hellen Fruchthof abgehoben. Wie dort ist eine Kopf- und e
Beckendarmhöhle entstanden mit einer vorderen und einer hinte
Darmpforte, von welchen jede nach der Höhle des Dottersackes
öffnet ist.

Zu derselben Zeit erfolgt die Entwicklung des Amnions, wel
bei den Säugetieren zuerst von BAER und BISCHOFF erkannt word
ist. An dem schematischen Durchschnitt sieht man, daß die auß
embryonale Leibeshöhle oder das Exocöl sehr weit geworden ist,
dem sich das äußere Keimblatt mit dem fest anliegenden parietal
Mittelblatt in der Umgebung des Embryos in die Höhe gehoben u

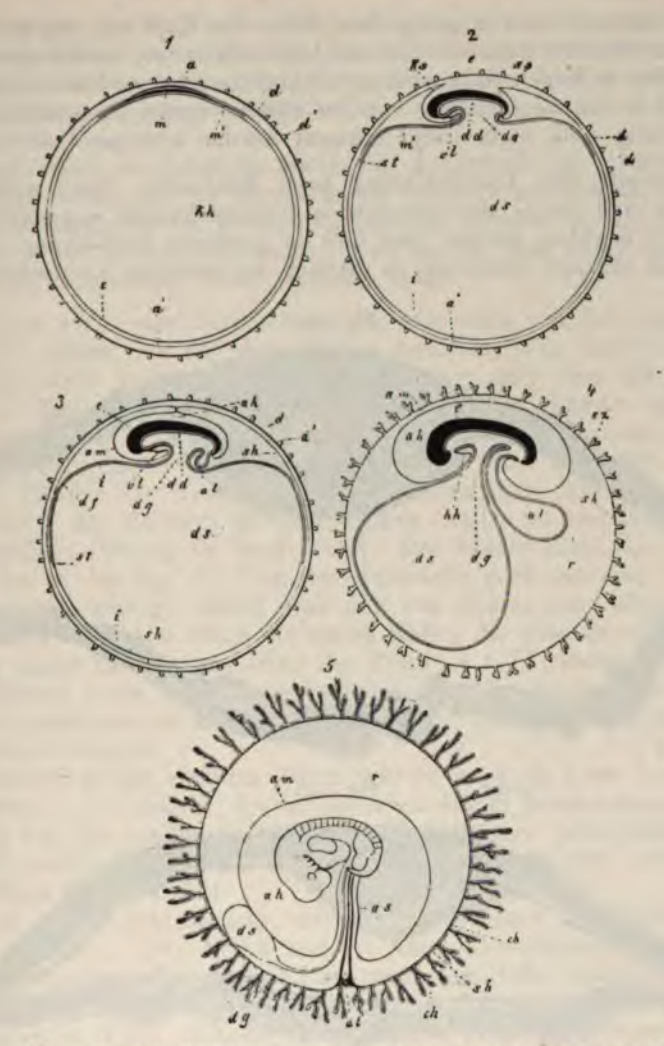


Fig. 341. **Fünf schematische Figuren zur Darstellung der Entwicklung der fötalen Eihüllen eines Säugetieres.** Nach KÖLLIKER. In den Fig. 1—4 ist der Embryo im Längsdurchschnitt dargestellt. 1. Ei mit Zona pellucida, Keimblase, Fruchthof und Embryonalanlage. 2. Ei, an dem sich der Dottersack und das Amnion zu bilden beginnen. 3. Ei, in welchem durch Verwachsung der Amnionfalten der Amnionsack und das Chorion (*sh*) gebildet werden und die Allantois sich anlegt. 4. Ei mit Chorion, das Zotten entwickelt hat, mit größerer Allantois und mit einem Embryo, an welchem Mund- und Afteröffnung entstanden sind. 5. Schematische Darstellung eines noch jungen menschlichen Eies, bei dem sich die Gefäßschicht der Allantois rings an das Chorion angelegt hat und in die Zotten hineingewachsen ist. Der Hohlraum der Allantois ist verkümmert, der Dottersack ist sehr klein geworden, die Amnionhöhle in Zunahme begriffen. *d* Dotterhaut (Zona pellucida); *d'* Zöttchen derselben; *sh* ebenso wie *ch* Chorion; *chz* Chorionzotten; *am* Amnion; *ks*, *ss* Kopf- und Schwanzfalte des Amnion; *a* äußeres Keimblatt; *a'* dasselbe vom außerembryonalen Bezirk der Keimblase; *m* mittleres Keimblatt; *m'* dasselbe vom außerembryonalen Bezirk; *dd* inneres Keimblatt; *i* dasselbe im außerembryonalen Bezirk; *df* Gefäßhof; *st* Sinus terminalis; *kh* Höhle der Keimblase, die später zur Höhle des Dottersackes *ds* wird; *dg* Stiel des Dottersackes (Dottergang); *al* Allantois; *e* Embryo; *r* Raum zwischen Chorion und Amnion; außerembryonaler Teil der Leibeshöhle, mit eiweißreicher Flüssigkeit erfüllt; *vl* ventrale Leibeswand; *hh* Pericardialhöhle.

sich in Falten (*ks* und *ss*) gelegt hat. Über den Kopf hat sich die vordere (*ks*), über den Schwanz die hintere Amnionfalte (*ss*) herübergeschlagen. Die beiden Scheiden liegen bei den Säugetieren dem Embryo so dicht auf, daß sie bei Betrachtung von der Fläche, zumal sie außerordentlich durchsichtig sind, nicht leicht erkannt werden können.

Betreffs der Amnionbildung beim Kaninchen, über welche VAN BENEDEN und JULIN sehr eingehende Untersuchungen angestellt haben, mag noch erwähnt werden, daß hier in größerer Ausdehnung als beim Huhn das mittlere Keimblatt im Bereich der vorderen Amnionfalte fehlt.

Fig. 342.

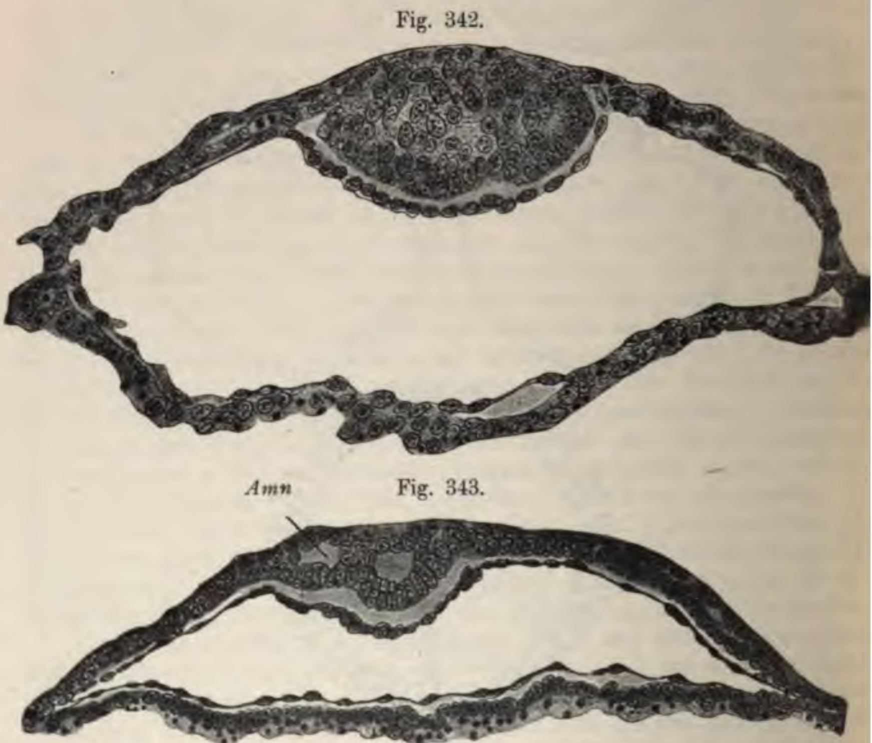


Fig. 343.

Fig. 342 und Fig. 343. **Fruchtblase von Vespertilio murinus.** Nach VAN BENEDEN.
Fig. 342. **Schnitt durch ein jüngeres Stadium mit Furchungszellenrest.**
Fig. 343. **Schnitt durch ein älteres Stadium mit der in Bildung begriffenen Amnionhöhle** (*Amn*).

Letztere besteht daher während längerer Zeit einzig und allein aus den beiden dicht zusammenschließenden, primären Keimblättern, und hat daher von VAN BENEDEN und JULIN den Namen des Proamnion erhalten. Später dringt dann das mittlere Keimblatt und die Leibeshöhle auch in das Proamnion ein, und wird dadurch auch die vordere Amnionfalte vom Darmdrüsenblatt des Dottersackes abgelöst, wie es in den Schemata zu sehen ist. Ein Proamnion kommt anfangs allen Säugetieren zu.

Eine sehr abweichende Weise der Amnionbildung ohne Auftreten von Amnionfalten zeigen einige Arten der Nagetiere mit Entypie des Keimfeldes oder Inversion der Keimblätter, wie sie auf S. 191 beschrieben wurde, ferner einige Insektivoren und Chiropteren. Nach den Beobachtungen von VAN BENEDEN ist an der zweiblätterigen Keimblase

der Fledermaus das äußere Keimblatt im späteren Embryonalbezirk verdickt zum Embryonalknoten. In ihm treten durch Abscheidung von Flüssigkeit einzelne Lücken auf, die größer werden und schließlich zu einem Hohlraum zusammenfließen. Der Hohlraum ist die erste Spur der Amnionhöhle.

Auf diesen abweichenden Modus der Amnionbildung sei hier um so mehr hingewiesen, als von HUBRECHT im Hinblick auf gewisse übereinstimmende Merkmale die Vermutung geäußert worden ist, daß die Amnionbildung bei menschlichen Embryonen, wo sie noch nicht beobachtet worden ist, in gleicher Weise verlaufen möge.

Wenn wir in der Besprechung der Schemata von KÖLLIKER fortfahren, so haben sich auf dem dritten derselben (Fig. 341 [3]) die Amnionfalten stark vergrößert und sind einander über dem Rücken des Embryos bis zur gegenseitigen Berührung ihrer Ränder entgegengewachsen. Der Verschluß des Sackes findet in einer etwas anderen Weise als beim Huhn statt. Denn anstatt in einer Längsnaht treffen sich die Ränder der Amnionfalten, wenigstens beim Kaninchen, etwa in der Mitte des Rückens an einer kleinen Stelle, wo sich längere Zeit eine rundliche Öffnung im Sack erhält. Das äußere Blatt der Amnionfalten, das in der Fig. 341 [3] an der Nahtstelle noch mit dem Amnionsacke zusammenhängt, später aber sich von diesem ganz ablöst, stellt das Chorion dar (beim Huhn die seröse Hülle). Es tritt als selbständige Bildung zuerst in der Umgebung des Embryos auf, während es weiter nach abwärts noch mit dem Darmdrüsenblatt fest verbunden ist und mit ihm zusammen die hier nur zweiblätterige Wand der ursprünglichen Keimblase ausmacht.

Außerdem läßt uns das dritte Schema noch die erste Anlage des Harnsackes (*al*) erkennen, der in der schon früher beschriebenen Weise (S. 326) aus der vorderen Wand des Hinterdarmes hervorwächst und beim Kaninchen schon am 9. Tage als eine kleine, gestielte, sehr gefäßreiche Blase bemerkt wird.

Das vierte Schema zeigt uns die Entwicklung der Eihüllen viel weiter gediehen. Das Prochorion ist durch Ausdehnung der ganzen Keimblase gesprengt worden und als besondere Hülle nicht mehr nachweisbar. Was wir nach außen erblicken, ist das Chorion, welches sich in auffallender Weise verändert hat. Es hat sich erstens vom Amnion vollständig abgelöst; doch ist hierbei zu bemerken, daß bei einigen Säugetieren und namentlich auch beim Menschen sich ein Verbindungsstiel zwischen beiden Hüllen an der Amnionnaht lange Zeit erhält. Zweitens hat sich das mittlere Keimblatt, das in Fig. 341 [3] nur die eine Hälfte der ursprünglichen Keimblase umwachsen hatte, nunmehr auch noch über die andere Hälfte ausgebreitet und ist zugleich in seine beiden Blätter auseinandergewichen. Dadurch hat sich das Chorion überall vom Dottersack getrennt und umgibt als eine dünne Blase lose den Embryo mit seinen übrigen Hüllen.

Auch in dieser Hinsicht bestehen übrigens zwischen den Säugetieren Verschiedenheiten; denn bei einigen bleibt das Chorion in mehr oder minder großer Ausdehnung mit dem Dottersack dauernd verbunden. Das ist z. B. beim Kaninchen der Fall.

Beim Kaninchen breitet sich das mittlere Keimblatt nur auf der dem Embryo zugewandten Hälfte des Dottersackes aus, der ursprünglich den größten Teil der Keimblase ausfüllt. Es entwickelt sich in ihm ein

näher einzugehen. Der Dottersack (Fig. 341 [4] *ds*), auf dessen Oberfläche sich die Dottergefäße ausbreiten, bleibt bald im Wachstum zurück und erscheint dann im Vergleich zu den anderen Eihäuten erheblich kleiner geworden; er geht jetzt durch einen längeren, dünneren Stiel, den Dottergang (*dg*), in den embryonalen Darm über. Der Amnionsack (*ah*) dagegen hat sich vergrößert (in besonders hohem Grade beim Menschen) und mit Flüssigkeit, dem Liquor amnii, erfüllt. Seine Wandungen setzen sich am Bauchnabel in die Bauchwand des Embryos fort. Die Allantois (*al*) ist zu einer blutgefäßreichen, birnförmigen Blase geworden; sie ist zwischen Darmstiel und Bauchnabel hindurch in die Leibeshöhle der Keimblase (Exocöl) und bis zur äußeren Hülle herangewuchert und hat sie zum Chorion umgewandelt. Während sie bei fast allen Säugetieren zu einem mächtigen Sack sich vergrößert, bleibt sie beim Menschen (Fig. 341 [5] u. Fig. 360 *al*) klein und rudimentär (vgl. S. 362).



Fig. 345. **Embryo eines Hundes von 25 Tagen.** 5 mal vergrößert, gestreckt und von oben gesehen. Nach Bischoff. *d* Darmrohr; *ds* Dottersack; *al* Allantois, Harnsack; *un* Urniere; *l* die beiden Leberlappen mit dem Lumen der Vena omphalomesenterica dazwischen; *ve*, *he* vordere, hintere Extremität; *h* Herz; *m* Mund; *au* Auge; *g* Geruchsgrübchen.

Besser als das Schema (Fig. 341 [4]) gewährt uns die naturgetreue Abbildung eines Hundeembryos von 25 Tagen (Fig. 345) einen Einblick in den Zusammenhang der beiden blutgefäßführenden Säcke, der Allantois und des Dottersackes mit dem Darmkanal.

Der Embryo ist aus dem Chorion und dem Amnion herausgenommen Die vordere Bauchwand ist zum Teil entfernt und dadurch der Hautnabel zerstört worden, der um diese Zeit schon ziemlich eng geworden ist. Der jetzt in ganzer Länge zu erblickende Darmkanal hat sich schon überall zu einem Rohr (*d*) geschlossen; etwa in seiner Mitte geht er ver-

mittels eines kurzen Dotterganges in den Dottersack (*ds*) über, der bei der Präparation aufgeschnitten worden ist. Ganz am Ende des Darmkanals setzt sich die Allantois (*al*) mit einer stielartigen Verengerung an.

Bis zu diesem Stadium liegt die Übereinstimmung in der Entwicklung der Eihüllen bei Säugetieren, Vögeln und Reptilien klar zutage. Von jetzt ab aber wird der Entwicklungsgang bei den Säugetieren, wenn wir von den Monotremen und Marsupialiern absehen, immer mehr ein abweichender; denn ein Teil der Eihäute tritt jetzt in nähere Beziehungen zu der Schleimhaut der Gebärmutter und wandelt sich hierbei zu einem Ernährungsorgan für den Embryo um. Auf diese Weise wird ein Ersatz für den Ausfall des Dotters geschaffen. Es sind besonders zwei Veränderungen, infolge deren die äußerste Eihülle zu einem besser funktionierenden Ernährungsorgan gemacht wird.

Die eine Veränderung besteht darin, daß auf der ursprünglich glatten Oberfläche durch Wucherung des Epithels zahlreiche, kleinere nach außen gerichtete Ausstülpungen oder Zöttchen (Villi) entstehen. In der Zottenentwicklung herrschen zwischen den einzelnen Abteilungen der Säugetiere sehr erhebliche Unterschiede. Bei den niedersten Ordnungen (Monotremen, Beuteltieren) bleibt die Oberfläche der Keimblase, wie bei den Vögeln und Reptilien nahezu glatt, bei anderen bilden sich nur spärliche und kleine Zöttchen aus (Schweinearten); und wieder bei anderen entstehen, wenn auch nicht auf der gesamten Oberfläche, so doch auf einem größeren Bezirk, sehr mächtige, viel verzweigte Zottenbüschel, mit denen wir uns später noch weiter zu beschäftigen haben werden.

Die zweite Veränderung wird dadurch hervorgerufen, daß die äußerste Hülle, welche ursprünglich nur eine feine Epithelmembran ist, noch eine gefäßführende Mesenchymschicht erhält. Diese stammt von der Allantois ab, wenn sie sich bei ihrer Ausbreitung im Exocöl an irgendeiner Stelle der äußersten Hülle anlegt und mit ihr verwächst (Fig. 341 Nr. 5 *al*). Denn von der Berührungsstelle breitet sich allmählich ihr Mesenchym als Gallertgewebe an der ganzen Innenfläche der Epithelmembran oder wenigstens an einem größeren Bezirk derselben aus, und ebenso das in ihm eingeschlossene Netzwerk der Endäste der Nabelarterien. Gallertgewebe und Blutgefäßschlingen dringen dabei auch in die Achse der epithelialen Zöttchen mit hinein.

An dem Chorion der Säugetiere unterscheidet man, je nachdem seine Oberfläche glatt geblieben oder mit Zotten bedeckt worden ist, ein Chorion laeve oder avillosum und ein Chorion villosum oder bei mächtiger Zottenentwicklung ein Chorion frondosum. Für das Chorion villosum werden wir gewöhnlich die deutsche Bezeichnung „Zottenhaut" gebrauchen.

Um zum Ausdruck zu bringen, daß das Chorion seine Mesenchymschicht von der Allantois zugeführt erhält, hat BONNET die Bezeichnung Allantochorion vorgeschlagen. Von ihm unterscheidet er dann in den Fällen, in denen ein Teil der äußeren Hülle vom Allantoisgewebe nicht umwachsen wird, sondern wie in dem eben besprochenen Beispiel vom Kaninchen mit der Wand des Dottersackes fest verbunden bleibt, den so abweichend beschaffenen zweiten Bezirk als Omphalochorion oder auch als das Nabelblasenfeld. Ein solches kommt auch bei den Eihäuten der Carnivoren in geringerer Entwicklung vor.

Nach der Art und Weise, wie die Oberfläche der Keimblase zur Schleimhaut der Gebärmutter in Beziehung tritt, sind die Säugetiere am zweckmäßigsten in zwei Hauptgruppen einzuteilen, von welchen die zweite wieder in mehrere Untergruppen zerfällt.

In der ersten Gruppe behält das Chorion mehr oder minder die ursprüngliche glatte Beschaffenheit seiner Oberfläche bei.

Hierher gehören unter den Säugetieren nur die Monotremen und die Beuteltiere, deren Eihüllen im allgemeinen ähnlich wie bei den Reptilien und Vögeln beschaffen sind. Gewöhnlich entbehrt bei den Beuteltieren die äußere Hülle gefäßhaltiger Zotten. Dadurch, daß sie der blutgefäßreichen Uterusschleimhaut fest aufliegt, ohne sich indessen inniger mit ihr zu verbinden, kann sie aus ihr vermittels großer, blasenartig gewordener Epithelzellen (Selenka) Ernährungsstoffe aufnehmen und an die weiter nach innen gelegenen, embryonalen Teile abgeben. Alle Säugetiere, die nach der Beschaffenheit ihrer Eihäute zur ersten Gruppe gehören, hat Kölliker als Mammalia achoria zusammengefaßt und ihnen die übrigen als Mammalia choriata gegenübergestellt. Ebenso passend kann man sie auch als Mammalia aplacentalia und placentalia unterscheiden.

Bei der zweiten Hauptgruppe, den Mammalia choriata oder placentalia, wird das Chorion entweder auf späteren Stadien der Embryonalentwicklung (z. B. Schwein), oder sehr frühzeitig (Mensch) mit Zotten bedeckt. Es wird eine wahre Zottenhaut, ein Chorion villosum. Sowohl in der Form, Größe und Verbreitung der Zotten, als auch in der Art und Weise, wie sie zu der Schleimhaut der Gebärmutter in engere Beziehung treten, herrschen zwischen den einzelnen Ordnungen der Säugetiere die allergrößten Verschiedenheiten. Es entstehen aus den Eihüllen mehr oder minder komplizierte Organe, welche zur intrauterinen Ernährung des Säugetierembryos dienen und als Mutterkuchen oder Placenta bezeichnet werden.

Die Placentabildung ist namentlich von dem englischen Anatomen Turner und neuerdings von Strahl, Duval, Bonnet und einigen anderen in einer Reihe gründlicher, vergleichend-entwicklungsgeschichtlicher Arbeiten untersucht worden. Ihre Mannigfaltigkeit ist eine so große, daß sich Strahl, welcher wohl durch seine Untersuchungen den größten Überblick auf diesem Gebiet besitzt, in seiner neuesten zusammenfassenden Darstellung zu dem Ausspruch veranlaßt sieht: „Wir finden wohl kaum ein zweites Beispiel in der Tierreihe dafür, daß physiologisch gleichartige Organe in einer solchen Weise in ihren gröberen Bauverhältnissen voneinander abweichen, wie wir das bei den Placenten sehen, und man staunt stets wieder, wenn man bis dahin ununtersuchte Placentarformen betrachtet, wie in unendlicher Variation immer neue Besonderheiten auftreten, wie Säuger, welche die Systematik einander sonst nahestellt, gerade im Placentarbau die weitgehendsten Abweichungen aufweisen."

Da die Kenntnis der Placentarverhältnisse bei den Säugetieren uns das Verhältnis der menschlichen Placenta erleichtern wird, wollen wir einen, wenn auch nur sehr allgemeinen Überblick über sie zu gewinnen suchen und uns dabei hauptsächlich an die Darstellung von Kölliker, Strahl und Bonnet halten.

Um den Überblick über die zahlreichen verschiedenen Placentarformen zu erleichtern, schlägt STRAHL wieder eine Zweiteilung vor, indem er die Unterscheidung einer Halb- und einer Vollplacenta (Semiplacenta und Placenta vera) einführt.

Bei der Semiplacenta ist die Organisation der miteinander verbundenen kindlichen und mütterlichen Membranen eine derartige, daß „inter oder post partum mütterliche Gefäße nicht eröffnet oder ausgeschaltet zu werden brauchen" (STRAHL). Chorion und Uterusschleimhaut liegen nur dicht aneinander, sind aber nicht zusammen verwachsen; daher lösen sich bei der Geburt die Zotten oder Falten des Chorion aus den Gruben der Schleimhaut, in denen sie wie die Finger im Handschuh stecken, leicht heraus. Die Gebärmutterschleimhaut bleibt bei der Geburt erhalten. Es treten keine Blutungen durch Zerreißung ihrer Gefäße ein.

Bei der Vollplacenta dagegen ist es zu einer mehr oder weniger festen Verwachsung zwischen den kindlichen und den mütterlichen Häuten an ihren Berührungsflächen gekommen. Zugleich ist die mütterliche Schleimhaut in verschieden hohem Grad in ihrer ganzen Organisation verändert worden. Bei der Geburt werden infolgedessen bei der Ablösung des Chorion auch Teile der Schleimhaut mit abgestoßen; Blutgefäße werden zerrissen und geben zu Blutungen Veranlassung. Im Hinblick auf diese Veränderungen bezeichnet man auch die Schleimhaut des schwangeren Uterus, soweit sie bei der Geburt mit abgestoßen wird, als die Membrana decidua oder die hinfällige Haut, und man kann auch hiernach die Säugetiere mit Placentabildung einteilen in Mammalia non deciduata und deciduata, — eine Einteilung, die sich, teilweise wenigstens, mit der jetzt von STRAHL vorgeschlagenen deckt.

Zwischen den Säugetieren, die eine Semiplacenta besitzen, lassen sich wieder neue Verschiedenheiten beobachten, je nach der Art und Weise, wie die Zotten über die Oberfläche des Chorion verteilt sind.

In einem Fall, den STRAHL als Semiplacenta diffusa bezeichnet, sind die Zotten klein, wenig verästelt und überall entweder vereinzelt oder in kleinen Gruppen verbreitet. Ihr Zusammenhang mit der Uterusschleimhaut ist dabei so locker, daß sie leicht aus den kleinen Vertiefungen derselben herausgezogen werden können. Derartig beschaffene Eihäute treffen wir bei den Schweinearten, den Perissodactylen, Hippopotamidae, Tylopoden, Traguliden, Sirenen und Cetaceen.

Beim Schwein, das uns als Beispiel dienen soll, ist die Eiblase in Anpassung an die Form der Gebärmutter in einen spindelförmigen Schlauch umgewandelt. Dementsprechend sind auch die inneren embryonalen Anhänge, wie Dottersack und Allantois, in zwei lange Zipfel ausgezogen.

Auf der ganzen Oberfläche des Chorion haben sich, mit Ausnahme der beiden Zipfel des Schlauchs, Reihen von sehr gefäßreichen Wülsten gebildet, die strahlenförmig von einzelnen glatten, runden Flecken der Membran (den Areolae oder Chorionfeldern) ausgehen und auf ihrem Rande noch mit kleinen, einfachen Papillen bedeckt sind. Den Erhabenheiten und Vertiefungen des Chorion ist die Schleimhaut der Gebärmutter genau angepaßt. Auch hier finden sich wie dort ähnliche kreisförmige, glatte Stellen, die noch insofern bemerkenswert sind, als auf ihnen allein die schlauchförmigen Uterindrüsen zur Ausmündung

gelangen. Bei der Geburt lösen sich die aneinander gepreßten Berührungsflächen voneinander ab, ohne daß in der Schleimhaut der Gebärmutter Substanzverluste entstehen. Denn die Wülste und kleinen Papillen des Chorion lassen sich leicht aus den zu ihrer Aufnahme dienenden Vertiefungen herausziehen.

Eine zweite Modifikation stellt die Semiplacenta multiplex (STRAHL) dar, welche dadurch hervorgerufen wird, daß einzelne Abschnitte des Chorion infolge ungleicher Verteilung und Größe der Zotten eine verschiedene Beschaffenheit angenommen haben.



Fig. 346. **Fruchtsack vom Schaf** nach O. SCHULTZE. Stark verkleinert.

Ein Teil zeigt uns die Zotten entweder ganz geschwunden oder sehr verkümmert; die Oberfläche der Membran fühlt sich daher glatt an, ist arm an Blutgefäßen oder entbehrt derselben vollständig.

Ein anderer Teil des Chorion enthält dicht zusammengedrängte Zotten, die außerordentlich verlängert und mit zahlreichen, verzweigten Seitenästen besetzt sind; ferner empfängt er starke Blutgefäße, welche zu den Zottenbüscheln herantreten und sich bis in die feinsten Seitenästchen derselben mit ihren Endkapillaren ausbreiten; endlich ist er innigere Beziehungen mit der Schleimhaut der Gebärmutter eingegangen. Diese ist überall, wo sie an die Zottenbüschel anstößt, stark verdickt, sehr blutgefäßreich und in lebhafter Wucherung begriffen.

Sie schließt zahlreiche, verzweigte, größere und kleinere Hohlräume ein, in welche die Chorionzotten genau hineinpassen.

Ein einzelnes Zottenfeld nennt man einen Kotyledo und die ihm entsprechende Verdickung der Uteruswand eine Karunkel. Beide zusammen bilden ein Semiplacentom (STRAHL). Eine Semiplacenta multiplex besitzen die Wiederkäuer mit Ausnahme weniger Arten. Wie bei den Schweinearten ist das Chorion in zwei lange Zipfel, entsprechend der Form des Uterus bicornis, ausgezogen (Fig. 346). Die Zahl der auf seiner Oberfläche verteilten Kotyledonen ist bei den einzelnen Arten eine sehr schwankende, 60 bis 100 bei dem Schaf und der Kuh, nur 5—6 bei dem Reh. Sie sind mit den Karunkeln der Gebärmutterschleimhaut, den Placentae uterinae (Fig. 348), in lockerer Weise verbunden, so daß schon ein leichter Zug genügt, um eine Trennung herbeizuführen und die Chorionzotten aus den zu ihrer Aufnahme dienenden Gruben, wie eine Hand aus dem Handschuh, herauszuziehen (Fig. 347).



Fig. 347. **Semiplacenta multiplex. Karunkel der Hirschkuh, die Chorionzotten sind aus ihren Gruben herausgezogen.** Natürl. Gr. Nach STRAHL.

Ein durch leisen Zug in seine beiden Bestandteile getrenntes Semiplacentom zeigt uns Fig. 348. An der Karunkel (C^1), die ganz isoliert noch in der Fig. 347 von der abgelösten Fläche aus zu sehen ist, gewahrt man zahlreiche kleine Grübchen, an dem Kotyledo (Fig. 348 C^2) die dicht zusammengedrängten, baumartig verzweigten Chorionzotten, die aus dem Grübchen herausgelöst sind.

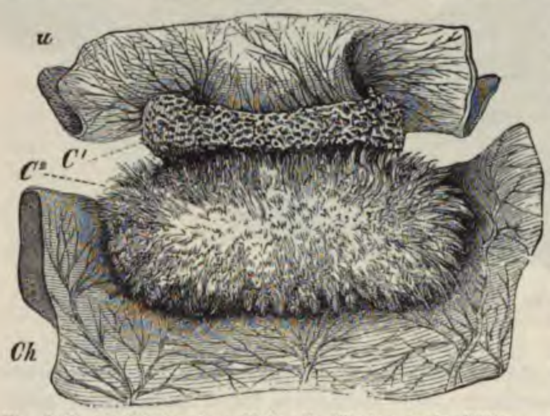


Fig. 348. **Kotyledo einer Kuh, die fötalen und müttterlichen Teile halb voneinander abgelöst.** (Nach COLIN, aus BALFOUR.) *u* Gebärmutter; C^1 mütterlicher Teil des Kotyledo (Placenta uterina), *Ch* Chorion des Embryos; C^2 fötaler Teil des Kotyledo (Chorion frondosum oder Placenta foetalis).

Wie Durchschnitte lehren, grenzen kindliche und mütterliche Gewebe in dem Semiplacentom unmittelbar aneinander. Die Zotten sind von abgeflachten Zellen, die Gruben der Schleimhaut, mit Ausnahme einzelner Bezirke, an denen ein Zerfall des Epithels eintritt (GROSSER), von Zylinderzellen ausgekleidet; diese entwickeln in ihrem Innern Fett- und Eiweißkörnchen: sie zerfallen zum Teil und tragen dadurch zur Entstehung einer milchigen Flüssigkeit bei, der sogenannten Uterinmilch, welche sich aus der

Placenta uterina auspressen läßt und zur Ernährung des Fötus dient. Zu beachten ist auch, daß bei den Wiederkäuern die Uterindrüsen nur in der Schleimhaut zwischen den Kotyledonen zur Ausmündung gelangen.

Endlich kommt in der Verteilung der Zotten noch die dritte Modifikation vor, daß das Zottenfeld als Gürtel an einer Stelle den sonst glatten Chorionsack einschließt. Eine solche Semiplacenta zonaria ist indessen bis jetzt nur bei einer Säugetierart, Halicore, von TURNER aufgefunden worden.

An die morphologische Darstellung seien hier noch zur Ergänzung einige Sätze über die Physiologie der intrauterinen Ernährung hinzugefügt. Nach BONNET und GROSSER empfiehlt es sich, zwei Arten derselben zu unterscheiden, 1. eine Ernährung durch Embryotrophe und 2. eine Ernährung durch Hämotrophe. Als Embryotrophe bezeichnet BONNET „eine entweder nur seröse und leukocytenhaltige oder durch Beimischung von Fett milchartige (Uterinmilch) oder sogar aus zerfallenen Schleimhautelementen und beigemischtem Blut bestehende Ernährungsflüssigkeit", welche durch Absonderung der Uterindrüsen und der Uterusschleimhaut, hier und da auch durch mehr oder minder ausgedehnten Zerfall der letzteren entsteht, vom Chorionepithel aufgenommen und dem Embryo zugeführt wird.

Die Hämotrophe dagegen besteht aus löslichen Stoffen, die dem mütterlichen Blut entstammen, wenn es die Uterusschleimhaut durchströmt; durch Diffusion gelangt sie zu den embryonalen Hüllen, wird vom kindlichen Blutstrom aufgesaugt und durch ihn dem Embryo übermittelt.

Bei den niederen Säugetieren, wie den Monotremen, Beutlern, aber auch bei den bis jetzt untersuchten Ordnungen mit einer Semiplacenta diffusa und multiplex tritt bei der Ernährung die Embryotrophe in den Vordergrund, während die Hämotrophe noch von geringerer Bedeutung und weniger leistungsfähig ist, da mütterlicher und kindlicher Blutstrom noch durch dickere Gewebsschichten: Endothelhäutchen, Bindegewebe und mehrfache Epithelschichten, voneinander getrennt sind.

Das umgekehrte Verhältnis zwischen Embryotrophe und Hämotrophe treffen wir bei der Vollplacenta an, zu deren kurzen Beschreibung wir jetzt übergehen. Ihre Haupteigentümlichkeit liegt ja gerade in der immer inniger werdenden Durchwachsung kindlicher und mütterlicher Gewebe, wodurch kindlicher und mütterlicher Blutstrom näher aneinanderrücken und schließlich bei der höchsten Vollendung dieses Typus nur durch eine sehr dünne Wand getrennt werden.

Infolgedessen entwickelt sich auch ein so fester Zusammenhang zwischen kindlichen und mütterlichen Geweben, daß jetzt *eine Ablösung des Chorion ohne Verletzung der Schleimhaut der Gebärmutter nicht mehr möglich ist. Bei der Geburt wird daher eine mehr oder minder beträchtliche, oberflächliche Schicht von der Schleimhaut der Gebärmutter mit abgestoßen.* Den abgestoßenen Teil bezeichnet man als *die hinfällige Haut oder die Decidua.*

Man faßt nun nach dem Vorschlag von HUXLEY alle Säugetiere, bei denen sich infolge der besonderen Entwicklung des Mutterkuchens eine solche Haut bildet, als Mammalia deciduata oder kurzweg als Deciduata zusammen und stellt ihnen die übrigen Säugetiere, mit deren

Placentabildung wir uns soeben beschäftig haben, als die Indeciduata gegenüber.

Bei den Säugetieren mit einer Decidua haben wir wieder zwei Untertypen der Placenta zu unterscheiden, eine ringförmige und eine scheibenförmige, eine Placenta zonaria und eine Placenta discoidea.



Fig. 349. **Chorionsack mit Placenta zonaria von außen. Füchsin.** Nat. Gr. Nach STRAHL.

Die Placenta zonaria (Fig. 349) ist den Raubtieren eigentümlich. Die Eiblase besitzt hier gewöhnlich eine tonnenförmige Gestalt. Mit Ausnahme der beiden Pole, die eine glatte Oberfläche behalten, ist das Chorion in einer gürtelförmigen Zone mit zahlreichen Falten und Zotten bedeckt, die sich teilen und verzweigen.

In die verdickte Schleimhaut der Gebärmutter senken sich die verästelten Chorionzotten, die meist blattförmig gebaut sind, in verschiedenen Richtungen hinein, wodurch das Bild einer unregelmäßigen Durchflechtung auf Durchschnitten entsteht (Fig. 350). Am Schnitt kann man mit DUVAL zwei Zonen unterscheiden, eine dem Chorion zunächst gelegene, das Placentarlabyrinth, in welchem die Bindegewebsleisten der blattförmigen Zotten als helle Linien hervortreten, und eine spongiöse Schicht, die durch die erweiterten Abschnitte von Uterindrüsen, die Drüsenkammern, zustande kommt. Die Drüsenkammern werden von hohen Zylinderzellen ausgekleidet, in welchen zahlreiche Fettkügelchen eingebettet sind. Solche finden sich

Fig. 350. **Placenta zonaria der Hündin. Senkrechter Durchschnitt des Placentarlabyrinthes und der spongiösen Schicht.** Nach STRAHL.

auch im Drüsenlumen, das mit einer als Sekret entstandenen, feinkörnigen Masse erfüllt ist. In die erweiterten und mit Sekret erfüllten Drüsenräume ragen einzelne Zotten mit stempelförmigen Enden hinein und nehmen mit ihrem aus langen Zylinderzellen zusammengesetzten Epithel das Nährmaterial auf. Denn nach den Untersuchungen von HEINRICIUS und STRAHL an der Raubtierplacenta schließen sich zwar „die gewucherten Drüsen der größeren Mehrzahl nach gegen die Oberfläche der Uterinhöhle ab, und es müssen sich die eindringenden Zotten zumeist neue Wege bahnen, wenn das Ei sich mit der Uterusschleimhaut fester zu vereinigen beginnt; ein kleiner Teil aber dringt auch in offen gebliebene Drüsen ein". Und so unterscheidet denn LÜSEBRINK bei der Placenta vom Hund Primärzotten, die sich in Uterindrüsen einsenken, und Sekundärzotten, die sich ihre eigenen Wege in der Uterusschleimhaut suchen. Unter der spongiösen Schicht „liegen die letzten blinden Enden der Uterindrüsen in einer weniger veränderten Uterusschleimhaut" und bilden nach der Geburt den Ausgangspunkt für die alsdann beginnenden Regenerationsprozesse.

Über das schließliche Schicksal des Epithels der Uteruswand bestehen noch immer Meinungsverschiedenheiten. Während nach HEINRICIUS, DUVAL, VAN BENEDEN, BONNET usw. das Epithel ganz zugrunde geht, bleibt es nach TURNER vollständig, nach STRAHL wenigstens teilweise erhalten, wobei seine Zellen zu einem kernreichen Syncytium verschmelzen; es bildet eine Grenzlage zwischen den Zotten, die von einem besonderen Zottenepithel überzogen sind, und den mütterlichen Blutgefäßen, die sich zu Hohlräumen drei- bis viermal so weit als die fötalen Kapillaren ausgedehnt haben und noch eine eigene, deutliche Endothelwand besitzen (STRAHL) (Fig. 351). Die sehr starke Ausweitung der mütterlichen Blutbahn ist überhaupt für die Placentabildung bei den Deciduaten, im Gegensatz zu derjenigen der Indeciduaten, bedeutungsvoll.

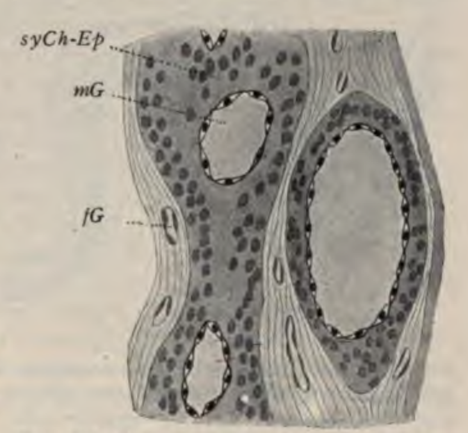


Fig. 351. **Schema einer endotheliochorialen Placenta der Katze (Embryo von 5 cm Länge).** Nach GROSSER. *fG* fötale Gefäße; *mG* mütterliche Gefäße; *syCh-Ep* Syncytium des Chorionepithels.

Als eine besondere Eigentümlichkeit der Placenta zonaria vieler Raubtiere ist das regelmäßige Auftreten von Blutextravasaten durch Berstung mütterlicher Blutgefäße hervorzuheben. Namentlich am Placentarrand treten Extravasate regelmäßig und in größerer Ausdehnung auf und führen zur Bildung des ringförmigen Randhämatoms. Dieses erhält durch Zersetzung und Verfärbung des Hämoglobins beim Hunde eine grüne, bei der Katze eine braune Farbe und findet sich in der Literatur als grüner und als brauner Placentarsaum beschrieben.

Die zweite Form, die scheibenförmige Placenta, ist den Nagetieren, den Insektivoren, den Fledermäusen, ferner noch den Affen und dem Menschen eigentümlich. Hier ist der zur Placentabildung

verwandte Teil der Chorionoberfläche klein; zum Ausgleich hierfür aber sind die Zottenbäume am kräftigsten entwickelt; die Verbindung zwischen Placenta uterina und Placenta foetalis ist die innigste; die mütterlichen Bluträume sind, beim Affen und beim Menschen wenigstens, so kolossal, wie sonst nirgends ausgeweitet; die Chorionzotten sind in sie direkt hineingewachsen und werden unmittelbar von mütterlichem Blut umspült, da auch die Endothelhaut der ausgeweiteten Gefäße zugrunde gegangen ist.

Mütterliche und kindliche Blutbahn sind dadurch zueinander in die günstigsten Bedingungen getreten, unter denen sich ein Austausch von Stoffen zwischen ihnen vollziehen kann.

Wie uns der kurze Überblick über die verschiedenen Placentarformen der Säugetiere gelehrt hat, ist dieses Endziel Schritt für Schritt erreicht worden; eine Reihe von Übergangsformen führen zu ihm hin. Auf der Anfangsstufe (Fig. 352) liegen drei Gewebsschichten zwischen dem mütterlichen Blutstrom und dem Chorionepithel, 1. das Epithel der Uterusschleimhaut, 2. eine dünne Bindegewebsschicht, und 3. das Gefäßendothel. Auf einer nächst höheren Stufe ist das Epithel durch Zerstörung geschwunden, so daß das mütterliche Bindegewebe dem Chorionepithel direkt anliegt. Dann schwindet auch das Bindegewebe. Mütterliches Gefäßendothel und Chorionepithel berühren sich (Fig. 351). Indem auch das Gefäßendothel zugrunde gegangen ist, wird das Chorionepithel direkt von mütterlichem Blut umspült. GROSSER hat diese Verhältnisse zur Einteilung der Placenten benutzt und nach dem mütterlichen Gewebe, welches dem Chorionepithel zunächst liegt, vier Arten unterschieden: 1. eine Placenta epitheliochoriale, 2. eine Placenta syndesmochoriale, 3. eine Placenta endotheliochoriale und 4. eine Placenta haemochoriale.

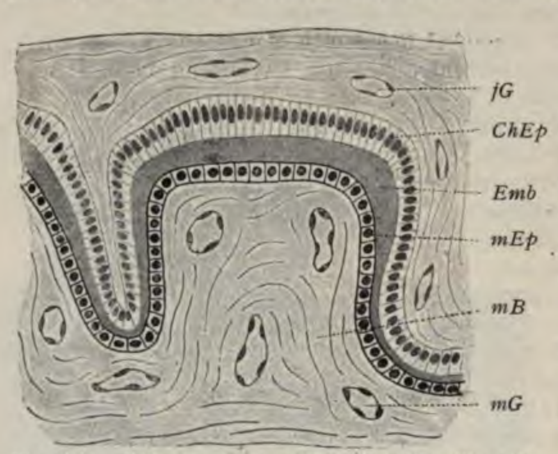


Fig. 352. **Schema einer epitheliochorialen Placenta des Schweins (Embryo von 27 mm Länge).** Nach GROSSER. *fG* fötales Gefäß; *mG* mütterliches Gefäß; *mB* mütterliches Bindegewebe; *mEp* mütterliches Epithel; *Emb* Embryotrophe; *ChEp* Corionepithel.

Was endlich noch die physiologischen Verhältnisse in der intrauterinen Ernährung bei den Vollplacenten betrifft, so kommen auch bei ihnen die beiden früher unterschiedenen Arten der Embryotrophe und der Hämotrophe vor. Die erstere gehört mehr der Zeit der Anfangsstadien an, in denen die innigeren Verbindungen zwischen kindlichen und mütterlichen Häuten und die Zerstörungsprozesse in der Uterusschleimhaut erst in der Ausbildung begriffen sind. Auch die Resorption der Blutextravasate, die von der Raubtierplacenta beschrieben wurden, ist zur Embryotrophe hinzuzurechnen. Auf späteren Stadien dagegen gewinnt die Hämotrophe eine immer größere Bedeutung, sehr früh schon bei den höchst entwickelten Placentarformen der Affen und des Menschen, bei denen die Embryotrophe überhaupt an Bedeutung viel verloren hat.

Ich schließe diesen Abschnitt mit einem Hinweis auf die hohe systematische Bedeutung der embryonalen Anhangsorgane der Wirbeltiere. Dieselben bieten, wie wir gesehen haben, in den einzelnen Klassen so große und auffällige Verschiedenheiten dar, daß eine Verwertung für die Systematik, wie es von MILNE-EDWARDS, OWEN und HUXLEY geschehen ist, nahe lag.

Alle niederen Wirbeltiere, Amphioxus, Cyclostomen, Fische, Dipneusten und Amphibien, erhalten entweder gar keine Anhangsorgane oder einzig und allein einen Dottersack als Ausstülpung des Darmrohrs. Die Embryonen der Reptilien, Vögel und Säugetiere dagegen werden noch in zwei vergängliche, nur dem Embryonalleben eigentümliche Häute eingehüllt, in das Amnion und die seröse Hülle. Man hat sie daher als die Amniontiere oder Amnioten zusammengefaßt und ihnen die obengenannten Klassen als Amnionlose oder Anamnia gegenübergestellt.

Unter den Amniontieren ist wieder eine Zweiteilung vorzunehmen; auf der einen Seite stehen die eierlegenden Reptilien und Vögel, die HUXLEY zu den Sauropsiden vereinigt, auf der anderen Seite die Säugetiere (mit Ausnahme der Monotremen), bei welchen sich die Eier in der Gebärmutter entwickeln und nach der Geburt die Jungen noch durch das Sekret von Milchdrüsen ernährt werden.

Bei den Säugetieren nehmen die Eihäute, indem sie sich mit der Schleimhaut der Gebärmutter zu einem Ernährungsorgan verbinden, eine noch kompliziertere Beschaffenheit an und zeigen Modifikationen, die sich wieder vortrefflich systematisch verwerten lassen.

Bei Monotremen und Beuteltieren behält die äußere Eihaut nahezu eine glatte Oberfläche, wie bei den Reptilien und Vögeln; bei allen übrigen entstehen auf der Oberfläche des Chorion Zotten, welche in die mütterliche Schleimhaut hineinwachsen. Die einen hat OWEN als Implacentalia, die übrigen als Placentalia bezeichnet. Besser sind die von KÖLLIKER hierfür eingeführten Bezeichnungen Achoria und Choriata.

Bei den Choriata ist die Verbindung der Zotten mit der Schleimhaut entweder eine lockere oder eine feste; es bildet sich dementsprechend keine sich ablösende Schicht der Schleimhaut der Gebärmutter aus, keine Decidua, oder es entsteht eine solche infolge innigerer Durchwachsung der Placenta uterina und der Placenta foetalis. Wir erhalten so die Mammalia indeciduata und die Mammalia deciduata. In jeder Abteilung gibt es wieder zwei Untertypen der Zottenbildung. Bei den Indeciduaten sind die Zotten entweder gleichmäßig über die Oberfläche verteilt, oder sie sind zu mehr oder minder zahlreichen Gruppen (Kotyledonen) vereinigt, welche durch glatte Strecken des Chorion voneinander getrennt werden. Bei den Deciduaten ist bei einem Teil die Placenta gürtelförmig, bei einem anderen Teil scheibenförmig gestaltet.

Auf Grund der Beschaffenheit der Eihüllen haben OWEN, HUXLEY und KÖLLIKER folgende Einteilung der Wirbeltiere aufgestellt:

I. **Anamnia**, Amnionlose.
   (Amphioxus, Cyclostomen, Fische, Amphibien.)

II. **Amnioten**, Amniontiere (mit Dottersack, Amnion, seröser Hülle, resp. Chorion, Allantois).
   A. Sauropsiden. Eierlegende Amniontiere.
      Reptilien und Vögel.
   B. Säugetiere. Die Eier entwickeln sich bei allen, mit Ausnahme der Monotremen, in der Gebärmutter.

a) Achoria. Die seröse Hülle entwickelt keine oder nur weni
Zotten.

b) Choriata. Die seröse Hülle wird zur Zottenhaut (Chorion

Mammalia non deciduata:

1. Mit gleichmäßig zerstreuten Zotten.
   Perissodactyla, Suidae, Hippopotamidae, Tylopoda. Tragulidae, Cetaceae usw.
2. Placentalia. Das Chorion ist streckenweise zu einei Mutterkuchen umgebildet.
   α) Zahlreiche Kotyledonen.
   Ruminantia (Wiederkäuer).

Mammalia deciduata:

   β) Placenta zonaria.
   Carnivoren.
   γ) Placenta discoidea.
   Affen, Nagetiere, Insectivoren, Fledermäuse.

Infolge seiner ausgedehnten Placentarstudien hat STRAHL einige Änderungen an der älteren Einteilung vorgenommen, teilweise eine neue Terminologie eingeführt und seine Ansichten in folgender tabellarischen Übersicht zusammengefaßt:

1. Mammalia ovipara (Monotremen)
2. Mammalia vipipara

M. achoria (Aplacentalia)	M. choriata (Placentalia) Diese können besitzen eine	
	Semiplacenta (Halbplacenta), welche sein kann:	oder Placenta (Vollplacenta), welche sein kann:
	1. S. avillosa	1. P. zonaria
	a) allantoidea	a) simplex
	b) omphaloidea	b) composita
	2. S. diffusa	2. P. zono-discoidalis
	3. S. multiplex	3. P. discoidalis
	4. S. zonaria	a) simplex
		b) duplex
		c) perforata.

VIERZEHNTES KAPITEL.

Die Eihüllen des Menschen.

Die Erforschung der ersten Entwicklungsstadien des Menschen, die sich in den vier Anfangswochen der Schwangerschaft vollziehen, ist mit außerordentlichen Schwierigkeiten verbunden. Nur sehr ausnahmsweise gelangt der Embryologe in den Besitz junger menschlicher Eier, sei es, daß sie bei einer Sektion oder bei einer Operation in der Gebärmutter gefunden wurden, oder als Fehlgeburten in die Hände eines Arztes gerieten. Im letzten Fall sind die Eier oft schon längere Zeit in der Gebärmutter abgestorben gewesen und infolgedessen in Zersetzung begriffen. Endlich verlangt die gute Konservierung und genaue Untersuchung der kleinen und zarten Objekte einen nicht geringen Grad von Geschicklichkeit.

So erklärt es sich, daß wir über den Befruchtungs- und Furchungsprozeß, die Keimblätterbildung, die erste Anlage der Eihüllen und einer großen Anzahl von Organen keine einzige, den Menschen betreffende Beobachtung besitzen. Über diesen ganzen Zeitabschnitt sind wir auf Schlüsse angewiesen, die sich aus der Entwicklung anderer Säugetiere ergeben. So nehmen wir an, daß die Befruchtung normalerweise in dem erweiterten Anfangsteil der Eileiter stattfindet, daß hier Samenfäden, die sich vielleicht tage- und wochenlang in den weiblichen Geschlechtsorganen lebend erhalten, das aus dem Eierstock austretende Ei erwarten, daß das befruchtete Ei bereits gefurcht in die Höhle der Gebärmutter eintritt, sich in der Schleimhaut festsetzt und in den ersten Wochen der Schwangerschaft Keimblätter, die äußere Körperform und die Eihüllen nach den für die Säugetiere bekannten Regeln bildet.

Einige, wenn auch noch dürftige Anhaltspunkte gewinnen wir erst vom Ende der 1. Woche an. In der Literatur ist eine Anzahl von verhältnismäßig sehr jungen Eiern, deren Zahl sich in den letzten Jahren in erfreulicher Weise vermehrt hat, beschrieben worden. Ihr Alter wird jetzt etwa auf 10—20 Tage geschätzt. Hierher gehören zwei von ALLEN THOMPSON beschriebene Eier und die von SCHRÖDER V. D. KOLK, HENNIG, REICHERT, BREUSS, BEIGEL und LÖWE, sowie von AHLFELD, KOLLMANN, FOL, Graf SPEE, MALL, PETERS, ETERNOD, LEOPOLD, SIEGENBEEK VAN HEUKELOM, MERTTENS, FRASSI, JUNG usw. publizierten Fälle. Die Keimblasen maßen 4—6 mm im Durchmesser.

In mehrfacher Hinsicht lassen sich bemerkenswerte Verschiedenheiten zwischen den Eiern des Menschen und denen anderer Säugetiere beobachten. Ein Unterschied, dem wir unsere Aufmerksamkeit

zuerst zuwenden wollen, besteht in der eigentümlichen, frühzeitigen Einbettung des Eies in die Schleimhaut der Gebärmutter. Wenn es in den Fundus uteri gelangt ist, befindet es sich schon im abgefurchten Zustand und im Übergang zur Keimblase. Diese aber kann nur kurze Zeit frei in der Gebärmutterhöhle liegen; denn in allen zur Untersuchung gelangten Fällen ist sie bereits in eine besondere, aus der Schleimhaut entstandene Kapsel eingeschlossen. Eine gute Vorstellung von ihrer Lage und ihrem Aussehen geben uns die Fig. 353 u. 354. Die Fig. 353 zeigt uns einen von vorn geöffneten Uterus, welchen LEOPOLD durch Operation an der Lebenden gewonnen hatte, und in welchem er in der Gegend des Fundus und an der hinteren Wand eine etwa 7—8 Tage alte Eiblase auffand. Sie war in den als kleinen Hügel vorspringenden Bezirk der Schleimhaut ringsum eingeschlossen. An der freien Fläche der Fruchtkapsel beobachtete LEOPOLD noch ein Fibringerinnsel, nach dessen Entfernung er in den von der Eiblase ausgefüllten Kapselraum

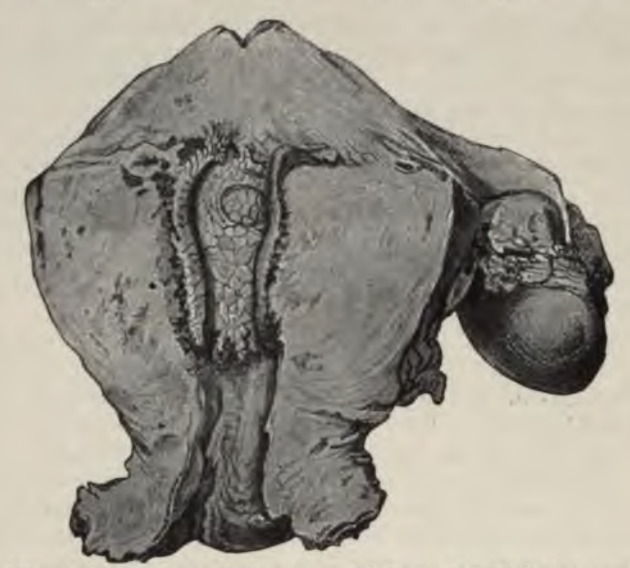


Fig. 353. **Uterus gravidus des Menschen, auf 8 Tage Graviditätszeit geschätzt. Von vorn eröffnet.** Nach LEOPOLD. Die Stelle, an welcher die Fruchtblase sitzt, als kleines, rundes Feld kenntlich.

kam. Mit dem Alter des Eies nimmt die Größe und Festigkeit der Kapsel zu; die von Fibrin ausgefüllte Öffnung schwindet durch Verwachsung der Schleimhautränder, bleibt aber noch daran kenntlich, daß hier die Blutgefäße und Uterindrüsen fehlen, welche im übrigen Teil der Kapselwand vorkommen. Die Stelle wird als Narbe bezeichnet. Ein solches älteres Stadium ist in Fig. 354 nach der lehrreichen Abbildung des französischen Embryologen COSTE reproduziert. Wir sehen den Uterus einer Mehrgebärenden, welche etwa am 40. Tage ihrer Schwangerschaft Selbstmord begangen hatte. Der Uterus ist durch einen Längsschnitt von vorn her weit geöffnet; die Schnittränder sind nach links und rechts stark auseinander gezogen. An der hinteren Wand und in der Gegend des Fundus springt ein starker Höcker hervor, die Fruchtkapsel, in welcher der 40 Tage alte Embryo eingeschlossen ist. Auf der einen Seite ist die Einmündungsstelle des linken Eileiters in die Gebärmutterhöhle zu

sehen, während sie auf der anderen Seite durch die Entwicklung der Fruchtkapsel überwachsen und verdeckt worden ist.



Fig. 354. **Schwangerer Uterus einer Mehrgebärenden, welche sich am 40. Tage der Schwangerschaft getötet hat.** Nach COSTE. Durch Eröffnung der vorderen Wand ist die Fruchtkapsel freigelegt. Das zur Entwicklung gelangte Ei entstammt einem GRAAFFschen Bläschen des linken Eierstocks. Denn dieser ist infolge der Entwicklung eines gelben Körpers (Corpus luteum) im Vergleich zum rechten Eierstock stark vergrößert.



Fig. 355. **Das in Fig. 354 abgebildete Präparat nach Eröffnung der Fruchtkapsel.** Nach COSTE. Man sieht jetzt den eingeschlossenen Embryo mit seinen Hüllen, von welchen das Chorion durch einen Kreuzschnitt geöffnet und in vier Zipfeln zur Seite geschlagen ist. Der linke Eierstock mit seinem gelben Körper ist durch einen Längsschnitt halbiert und in seine beiden Hälften auseinandergeklappt worden. Man sieht den Hohlraum des GRAAFFschen Bläschens durch Wucherung seiner Wand wieder ausgefüllt.

Die Schleimhaut der Gebärmutter ist reichlicher von weiten Blutgefäßen durchzogen, welche sich auf die Fruchtkapsel fortsetzen und nur an ihrer vorderen Wand einen kleinen Bezirk freilassen, welcher der oben erwähnten Narbe entspricht.

In der Kapsel liegt der 40 Tage alte Embryo mit seinen Hüllen lose eingeschlossen, wie Fig. 355 lehrt, welche nach demselben Präparat gezeichnet ist, nachdem durch einen zirkulären Schnitt die vordere Wand geöffnet und der so gebildete Lappen nach dem Cervicalkanal zurückgeschlagen war. Auf die Beschaffenheit der kindlichen Eihüllen wird später noch genauer eingegangen werden.

Wie sich die Kapsel um das Ei herum bildet, ist in den letzten Jahren an geeigneten Objekten mit großer Sorgfalt untersucht worden. Dadurch ist eine Änderung in der älteren Auffassung und Darstellung des Vorgangs notwendig geworden. Früher nahm man nach einer Hypothese SHARPEYS, die durch REICHERT etwas modifiziert worden ist, allgemein an, daß das Ei bei seinem Eintritt in die Gebärmutter sich in eine Vertiefung der gewulsteten und in Umbildung zur Decidua begriffenen Schleimhaut einbettet, daß die Ränder der Grube hierauf bald um die Keimblase rings herum wachsen und untereinander zu einer geschlossenen Fruchtkapsel verschmelzen. Die Verschmelzung findet an einer der Anheftung gegenüberliegenden Stelle statt, die als Narbe noch längere Zeit kenntlich bleibt.

Nach der neueren, jetzt fast allgemein angenommenen Darstellung von PETERS, der ein sehr junges menschliches Ei in dem bald nach dem Tode herauspräparierten und gut konservierten Uterus einer Selbstmörderin zu beobachten Gelegenheit hatte, ist der Vorgang der Einbettung (Implantation) ein anderer als ihn SHARPEY vermutet hatte. Zu wesentlich demselben Resultat sind TEACHER und BRYCE bei Untersuchung eines zweiten Präparates von entsprechendem Alter gelangt. Hiernach soll das Ei, anstatt von den Rändern einer Schleimhautgrube umwachsen zu werden, an der Stelle, wo es an der Uterusschleimhaut anliegt, ihr Epithel zerstören und dadurch in das unterliegende Bindegewebe etwas hineindringen. Der in der Umgebung dieser Stelle sich befindende Rand der Schleimhaut, welcher nach der Gebärmutterhöhle zu noch von Epithel überzogen ist, soll sich verdicken und über das Ei herüberschieben. In den von PETERS sowie von TEACHER und BRYCE beobachteten Fällen war die Stelle, an welcher das Ei in das unterliegende Gewebe der Schleimhaut eingedrungen war, noch an einer grubenförmigen Einsenkung zu erkennen, welche durch ein Gerinnsel von Fibrin und Blutkügelchen (Gewebspilz von PETERS, Schlußcoagulum, BONNET) ausgefüllt war (Fig. 356 *Pe*).

Somit haben die neueren Untersuchungen über die Verhältnisse beim Menschen im wesentlichen zu derselben Auffassung geführt, zu der schon Graf SPEE durch sein sorgfältiges Studium der Implantation des Eies vom Meerschweinchen gelangt war. Wie Graf SPEE ausdrücklich hervorhebt, konnte er an seinem Objekt durch Präparate, die zusammen eine ausreichend kontinuierliche Reihe aufeinanderfolgender Entwicklungsstadien ausmachen, Schritt für Schritt beweisen, „daß das Epithel zwischen Ei und Bindegewebe des Uterus vergeht, und daß das Ei dabei in das subepitheliale Bindegewebe hineingelangt“, also in eine „Bindegewebshöhle“ zu liegen kommt.

Der in der angegebenen Weise entstandene Hohlraum in der verdickten Uterusschleimhaut wird gewöhnlich als die Eikammer bezeichnet. Auf ihren Bau und auf die eigentümlichen und interessanten Verhältnisse, welche das in ihr sich entwickelnde menschliche Ei darbietet, will ich noch etwas ausführlicher eingehen, indem ich der Be-

schreibung zwei lehrreiche Abbildungen aus der Untersuchung von TEACHER-BRYCE zugrunde lege.

Wie das Übersichtsbild (Fig. 356) lehrt, wird die Eikammer nur zum kleineren Teil von der Keimblase selbst eingenommen, der übrige Teil ist durch ein eigenartiges, zwischen ihr und der bindegewebigen Wand gelegenes Gewebe ausgefüllt, das man mit einem von HUBRECHT eingeführten Namen als Trophoblastschale bezeichnet hat. Die eigentliche Wand der Keimblase (Fig. 356 u. Fig. 357) besteht aus einem vielschichtigen Epithel (*cyt.*), das sich in deutlich abgrenzbare Zellen zerlegen läßt (Cytotrophoblast); in seiner Höhle liegen dicht neben-

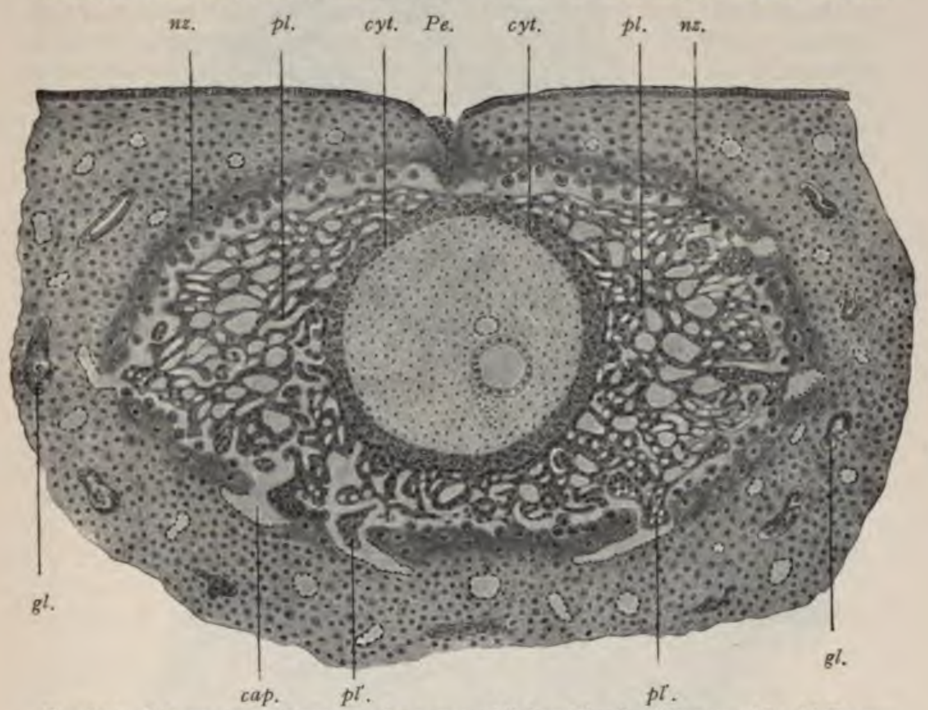


Fig. 356. **Schema der Eikammer eines menschlichen Eies im Alter von 13—14 Tagen.** Nach TEACHER und BRYCE. Vergr. 50:1.

Pe. Stelle, von der aus sich das Ei eingenistet hat mit Fibrinpfropf; *cyt.* in Zellen zerlegbare Schicht des Chorionektoderms (Cytotrophoblast); *pl.* oberflächliche Schicht des Chorionektoderms, die in ein Syncytium umgewandelt ist und durch Wucherung die Trophoblastschale des Eies gebildet hat (Plasmoditrophoblast). Chorionsyncytium; *nz.* In Zerstörung begriffene Zone der Decidua; *gl.* Drüse; *cap.* Kapillare; *pl'.* Vakuolisierte Massen des Syncytium, welche in Kapillaren eindringen. In der Keimblasenhöhle liegen zwei Epithelbläschen, von denen das größere als Amnion-, das kleinere als Dottersäckchen gedeutet wird.

einander zwei kleinere Epithelbläschen, von denen das größere als Amnionsack, das kleinere als Dottersack gedeutet wird. Die Embryonalanlage ist bei den jüngsten Eiern noch wenig ausgebildet, bei etwas älteren zeigt sie eine Beschaffenheit, welche schon auf S. 234 beschrieben und in Fig. 358 u. 359 abgebildet ist.

Was die „Trophoblastschale" betrifft (Fig. 356 u. 357), so setzt sie sich teils aus dickeren, teils aus feineren Protoplasmasträngen (*pl*) zusammen, die untereinander zu einem lockeren Maschenwerk verbunden sind. Zellgrenzen sind in ihnen nicht nachweisbar, dagegen sind ovale

Zellkerne in größeren und kleineren Abständen eingebettet. Daher verdient die Trophoblastschale den Namen eines Syncytiums. Ihre Entstehung wird jetzt allgemein vom Ektoderm der Keimblase hergeleitet. Das Ektoderm erfährt infolge seiner Beziehungen zur Gebärmutterschleimhaut andere Veränderungen beim Menschen, als bei den Reptilien und den Vögeln. Es sondert sich beim Menschen außerordentlich früh in zwei histologisch und funktionell sehr ungleichwertige Abschnitte,



Fig. 357. **Ein Abschnitt aus der Wand der in Fig. 356 abgebildeten menschlichen Keimblase** nach Bryce-Teacher. Einmündung einer Kapillare in die Hohlräume der Trophoblastenschale, in die späteren interzellulären Räume. Vergr. 250.
cyt. In Zellen zerlegbare Schicht des Chorionektoderms (Cytotrophoblast); *dec.* Decidua; *end.* Endothel einer mütterlichen Kapillare; *n.z.* Zerfallszone der Decidua; *pl.* Stränge des Syncytiums (Primärzotten).

erstens in einen Bezirk, der unmittelbar an das Gewebe des Uterus angrenzt und bei der Ernährung des sich entwickelnden Embryos eine Rolle spielt, und zweitens in einen Abschnitt, der die eigentliche Embryonalanlage und das sie einhüllende Amnion liefert. Der erstere hat von Hubrecht, wie schon bei den Keimblättern der Säugetiere kurz erwähnt wurde, den Namen „Trophoblast" erhalten (S. 193). Von ihm soll sich das Syncytium herleiten.

Bei der Einbettung in die Uterusschleimhaut — so nimmt man an — gerät die oberflächliche Schicht der Keimblase, wo sie mit dem mütterlichen Gewebe in Berührung tritt, in lebhafte Wucherung und sondert sich hierbei in eine tiefere und in eine oberflächliche Lage. In der einen bleiben die Zellen abgegrenzt voneinander (Cytotrophoblast), in der anderen verschmelzen sie zu einem Syncytium und wachsen als Sprossen oder als „Primärzotten“, wie sie auch heißen, in die umgebende Schleimhaut hinein, zerstören sie und erzeugen so die Trophoblastschale, eine Bildung, welche für die jüngsten menschlichen Eier außerordentlich charakteristisch ist. An ihrer Oberfläche geht noch längere Zeit eine Zerstörung des mütterlichen Gewebes vor sich. Es kann daher in der Umgebung der Eikammer noch eine besondere nekrotische Deciduazone unterschieden werden (Fig. 356 u. 357). In ihr sind die Blutgefäße, deren Wand auf eine einfache Endothelschicht reduziert ist, stark erweitert. Man nimmt an, daß einzelne von ihnen bei der Auflösung des Schleimhautgewebes in der nekrotischen Deciduazone eröffnet werden und daß das ausströmende Blut in die Lücken zwischen den syncytialen Protoplasmabalken der Trophoblastschale eindringt. Denn die Lücken sind immer an den Durchschnittspräparaten der verschiedenen Eier bald mehr, bald minder strotzend mit Blutkügelchen erfüllt. „Sie sind daher die Vorstufen des später zu besprechenden intervillösen Raumes, der somit also ein von fötalen Elementen begrenzter, aber von mütterlichem, zirkulierendem Blut erfüllter Gefäßraum zu bezeichnen ist“ (GROSS).



Fig. 358. **Menschlicher Embryo, dessen Alter in der Tabelle von Bryce-Teacher auf 18—19 Tage berechnet wird.** Nach einem Rekonstruktionsmodell von FRASSI. Vergr. 25:1, aus KEIBEL, Normentafel.

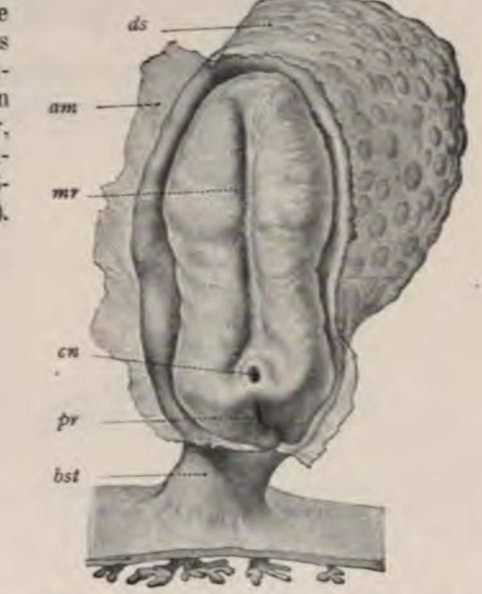


Fig. 359. **Menschliche, schuhsohlenartige Embryonalanlage mit Dottersack. Länge 2 mm. Das Amnion ist geöffnet.** Dorsalansicht nach Graf SPEE. *am* Amnion; *bst* Bauchstiel; *cn* äußere Mündung des Canalis neurentericus; *ds* Dottersack; *mr* Medullarrinne; *pr* Primitivstreifen.

Die Ernährung des Eies aus dem mütterlichen Blut, die auf diese Weise sehr frühzeitig eingeleitet ist, wird auf späteren Stadien Schritt für Schritt in demselben Maß weiter vervollkommnet, als sich in der Embryonalanlage die einzelnen Organe und unter diesen auch das Herz mit den Blutgefäßen entwickeln. Denn es gelangen dann auch Blut-

gefäße mit dem Bindegewebe der Allantois an die Oberfläche der Eiblase und verwandeln sie in eine blutgefäßführende Hülle, das Chorion. Dadurch wird auch der Charakter der Trophoblastschale von Grund aus verändert. Denn von der Bindegewebsschicht des Chorion dringen jetzt Bindegewebssprossen mit Gefäßschlingen in die Trophoblaststränge hinein. Aus den Primärzotten, wie wir oben die Balken des syncytialen Maschenwerks genannt haben, werden so die sekundären oder eigentlichen Chorionzotten (Fig. 360 *cho*). Dieselben gehen jetzt ein rasches Wachstum ein, und treiben zahlreiche, sich immer mehr verzweigende Seitenäste, mit denen sie in die noch weiter ausgedehnten, intervillösen Räume eindringen.

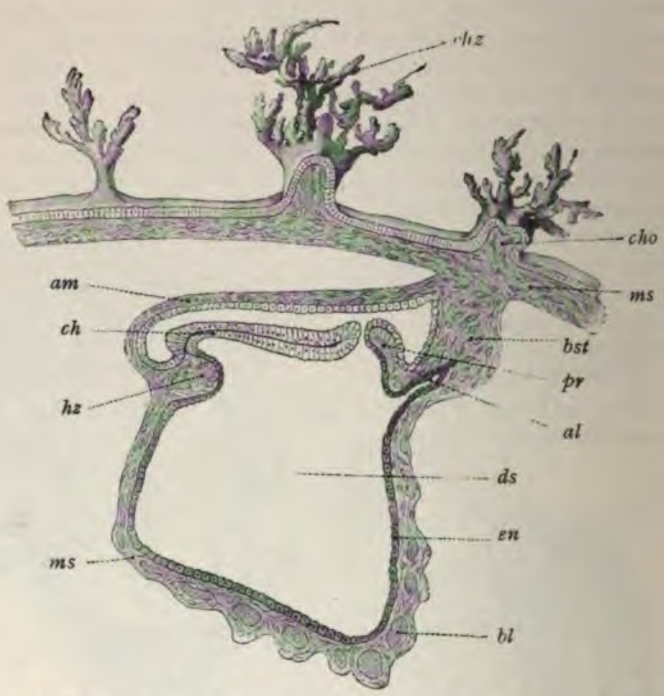


Fig. 360. **Medianschnitt durch das menschliche Ei der Fig. 359.** Nach Graf SPEE. *am* Amnion; *al* Allantoisgang im Bauchstiel; *ch* Chordaanlage; *cho* Chorion; *chz* Chorionzotten; *bst* Bauchstiel; *bl* Blutgefäße; *ds* Dottersack; *en* inneres Keimblatt; *hz* Herzgegend; *ms* mittleres Keimblatt.

An den zur Untersuchung gelangenden, jüngsten menschlichen Eiblasen ist sehr häufig über die im Innern des Chorion gelegenen Gebilde, über die übrigen Eihäute und die Embryonalanlage selbst, nichts oder nur wenig zu erfahren. Entweder sind die Eier schon mehr oder minder pathologisch verändert, oder es ist der Inhalt infolge der Konservierung und bei der Präparation in erheblicher Weise beschädigt worden. Erfreulicherweise haben sich indessen in den letzten Jahren die Fälle gemehrt, daß vorzüglich erhaltene Eier im Alter von 2 und mehr Wochen von tüchtigen Forschern bearbeitet worden sind und wertvolle Ergebnisse geliefert haben. Bei dem hohen Interesse, welches diese Befunde darbieten, ist ein kurzer Überblick über sie hier wohl gerechtfertigt:

Die jüngsten menschlichen Embryonalanlagen sind die von FRASSI, PETERS, BRYCE, Graf SPEE usw. beschriebenen. Sie stehen noch auf dem Stadium des Embryonalschildes. Die Länge desselben beträgt am Objekt von FRASSI, das in Fig. 358 nach einem Rekonstruktionsmodell abgebildet ist, 1,17 mm. An seinem hinteren Ende befindet sich ein kurzer Primitivstreifen mit Rinne. Der Befund ist daher ein ähnlicher, wie an dem in Fig. 212 abgebildeten und auf S. 225 beschriebenen Kaninchenkeim. Der menschliche Embryonalschild bildet die obere Wand eines kleinen Dottersacks (Fig. 360) und ist dorsalwärts vollständig von einem Amnion eingeschlossen.

Schon etwas weiter entwickelt ist der nur wenige Tage ältere, von Graf SPEE untersuchte Embryo (Fig. 359), der uns schon im Kapitel über die Keimblätter beschäftigt hat (S. 234). Seine Embryonalanlage ist schuhsohlenartig und zeigt noch eine offene Medullarrinne (*mr*), an deren hinterem Ende ein kurzer Primitivstreifen (*pr*) mit einem sehr weiten Canalis neurentericus (*cn*) liegt. Da Rumpf- und Darmplatte noch flach ausgebreitet sind, ist der Dottersack auch jetzt von der Embryonalanlage kaum abgegrenzt. Doch ist er schon auf diesem frühen Stadium mit einem Netz von Blutgefäßen, das der Area vasculosa der Reptilien und Vögel entspricht, reichlich versehen (Fig. 360 *bl*).



Fig. 361. **Menschlicher Embryo** nach KEIBEL und ELZE. Vergr. 20:1.



Fig. 362. **Menschlicher Embryo** (von BULLE), beschrieben von KOLLMANN aus KEIBELS Normentafel. Vergr. 20:1.

Hieran schließt sich eine noch etwas weiter entwickelte Embryonalanlage, die von KEIBEL und ELZE beschrieben worden ist (Fig. 361). Die Medullarplatte ist in eine tiefe Medullarrinne umgewandelt, begrenzt von weit vorspringenden Rückenwülsten. Diese umschließen am hinteren Ende einen kurzen Primitivstreifen mit einem offenen Canalis neurentericus. Schon jetzt beginnt sich die Embryonalanlage vom Dottersack abzuschnüren. Daher treten auch Kopf- und Schwanzhöcker in Fig. 361 deutlich hervor, und gleichzeitig sind in ihnen Kopfdarm- und Schwanzdarmbucht in Bildung begriffen. An der Hirnplatte macht sich auch eine Sonderung in die drei primären Hirnabschnitte und eine Andeutung der Scheitelbeuge bemerkbar. Ferner haben sich fünf bis sechs Paare von Rückensegmenten im Bereich des mittleren Keimblattes entwickelt.

Von hier ab vermehren sich die Befunde gut erhaltener menschlicher Embryonalstadien und lassen sich zu einer mehr oder minder lückenlosen Reihe aneinander ordnen. So zeigt uns Fig. 362 einen aus

seiner Amnionhöhle zum Teil freigelegten Embryo, der an Länge im Vergleich zu Fig. 361 fast um das Doppelte zugenommen hat. Die Zahl der Rückensegmente ist von 5 auf 14 gestiegen; die Nervenrinne hat sich in der Mitte des Rumpfes zum Rohr geschlossen, während sie am Kopf- und Schwanzende noch auf einer längeren Strecke offen ist. Die Anlage des Darmes ist nur vorn und hinten im Kopf- und Schwanzhöcker zum Rohr geschlossen, dagegen in der Mitte des Rumpfes eine Rinne, die in weiter Ausdehnung mit dem Dottersack zusammenhängt.



Fig. 363. **Menschlicher Embryo von 15—18 Tagen in seinen Hüllen.** Nach COSTE. Die äußere Hülle, das Chorion, ist geöffnet und auseinander geschlagen.

Noch etwas älter ist der von COSTE beschriebene und in vortrefflichen Abbildungen wiedergegebene menschliche Embryo, der lange Zeit in der Literatur als der jüngste aufgeführt wurde und dadurch eine gewisse Berühmtheit erlangt hatte (Fig. 363 u. 364). Er ist mit seinen Eihüllen aus der Fruchtkapsel nach Spaltung der Decidua reflexa ganz herausgenommen. Die äußerste, an die Reflexa angrenzende, aber mit ihr zu dieser Zeit nur lose verbundene fötale Eihaut, das Chorion, ist durch einen Kreuzschnitt geöffnet, und seine vier Lappen sind nach allen Seiten weit auseinandergeschlagen. Seine Außenfläche ist überall mit kleinen, dicht gedrängt nebeneinander stehenden Zöttchen bedeckt, welche schon mehr-

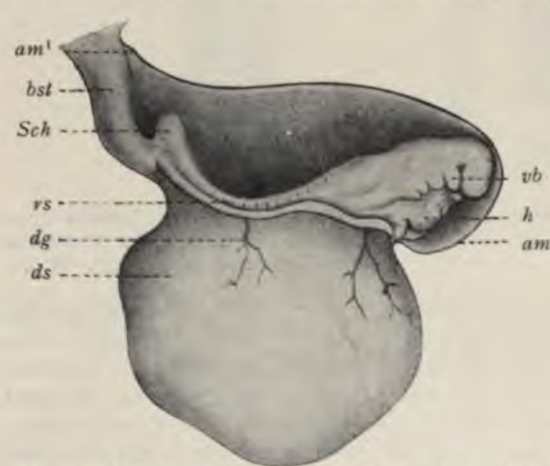


Fig. 364. **Menschlicher Embryo der Fig. 363 von 15 bis 18 Tagen, mit Dottersack, Amnion und Bauchstiel,** vom Chorion abgetrennt und etwas stärker vergrößert. Nach COSTE aus HIS (Menschliche Embryonen). HIS hat das untere Körperende gegen das Original etwas gedreht, um das in COSTES Fig. 4 von links her dargestellte Körperende zur Anschauung zu bringen. Das Chorion ist abgetrennt bei *am*¹. *am* Amnion; *am*¹ die in einen Zipfel verlängerte Ansatzstelle des Amnion an das Chorion; *bst* Bauchstiel; *Sch* Schwanzende; *rs* Rückensegmente; *dg* Dottergefäße; *ds* Dottersack; *h* Herz; *vb* Viszeralbogen.

fach Seitenästchen gebildet haben. Auch an der Innenfläche des Chorion sind die Ursprungsstellen der Zöttchen als kleine, dunklere Punkte zu erkennen.

Das Chorion umschließt zu dieser Zeit noch einen relativ ansehnlichen Hohlraum, das Keimblasencölom, Exocöl (siehe S. 317). Da der Embryo es mit seinem Amnion und Dottersack nur zum Teil ausfüllt, läßt er sich leicht aus dem Chorion herauslösen. Auf diese Weise ist das Präparat (Fig. 364) gewonnen worden, welches bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet ist und daher die jetzt im Bau des Embryos gemachten Fortschritte gut erkennen läßt. Das Nervenrohr ist geschlossen; der Leib ist deutlich segmentiert (*rs*); der Kopf läßt die Viszeralbögen (*vb*) erkennen; hinter ihnen liegt in der Halsgegend das Herz (*h*) als ein *s*-förmig gewundener Schlauch; die Darmanlage ist zum allergrößten Teil noch nicht zum Rohr geschlossen, sondern bildet noch eine Rinne und hängt hier in weiter Ausdehnung mit dem großen Dottersack (*ds*) zusammen, in dessen Wand sich mehrere Vasa omphalo-mesenterica ausbreiten.

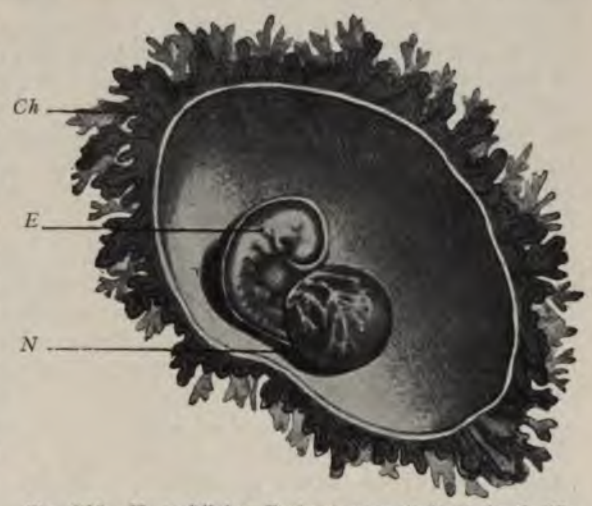


Fig. 365. **Menschlicher Embryo vom Anfang des 2. Monats der Schwangerschaft.** Nach STRAHL. *E* Embryo im Amnion; *N* Nabelblase; *Ch* Chorion halbiert.

Im Vergleich zu anderen Säugetieren lassen die hier besprochenen jüngsten menschlichen Eiblasen, abgesehen von ihrem frühzeitigen Einschluß in eine Eikammer noch drei Verhältnisse unterscheiden, welche für sie besonders charakteristisch sind. Das eine Verhältnis ist die auffallend frühzeitige und reichliche Ausstattung der gesamten Oberfläche des Chorion mit Zöttchen. Diese werden schon zu einer Periode beobachtet, wo die Embryonalanlage noch eine offene Nervenrinne besitzt; und sie entstehen dadurch, daß von der Mesenchymschicht des Chorion, wie schon früher erwähnt wurde (S. 358), Bindegewebssprosse mit Blutgefäßkapillaren in die Balken der syncytialen Trophoblastschale (die Primärzotten) hinein-


Fig. 366. **Fruchtblase vom Menschen im 2. Monat. Chorion von außen.** Nat. Gr. Nach STRAHL.

wachsen und sie zu den Sekundärzotten umwandeln. Wie früh dieselben schon Seitenästchen treiben, lehrt der Medianschnitt durch den Speeschen Embryo (Fig. 360), auf dessen Chorionoberfläche sich schon kleine Zottenbüschel in geringer Entfernung voneinander erheben. Indem die Bildung von Seitenzweigen zweiter, dritter Ordnung und so fort rasch weitere Fortschritte macht, wird bald die menschliche Keimblase von einem so dichten Wald von verzweigten Zotten bedeckt, wie es in dieser Weise bei keinem anderen Säugetier auch nur im Entferntesten gefunden wird. Ein Blick auf eine Anzahl von menschlichen Fruchtblasen aus den ersten Wochen (Fig. 363, 365, 366, 367) gibt uns hiervon eine deutliche Anschauung.

Der zweite Punkt betrifft den *Bauchstiel* (His) oder den *Amnionnabelstrang menschlicher Embryonen*. Unter diesem Namen wird ein kurzer und dicker, aus verschiedenen Geweben zusammengesetzter Strang verstanden, welcher das Schwanzende der jüngsten, bereits von ihrem Amnion umhüllten Embryonen mit dem Chorion verbindet. Er ist eine für den Menschen sehr charakteristische Bildung und findet sich schon bei den jüngsten der oben genannten Fruchtblasen, so bei dem Embryonalschild mit Primitivrinne von Frassi (Fig. 358), bei den Embryonen von Graf Spee (Fig. 359 u. 360 *bst.*), von Keibel und Elze (Fig. 361), von Coste (Fig. 363 u. 364 *bst.*).

Er besteht einmal aus Gallertgewebe (Fig. 360 *bst.*), welches von der Beckendarmhöhle ausgeht, zweitens aus einem kleinen Epithelkanal (*al*), welcher durch Ausstülpung des Darmdrüsenblattes entstanden ist und der allerdings viel größeren, blasenförmigen Allantois der Säugetiere entspricht, sowie drittens aus den Allantoisgefäßen, die vom Embryo zum Chorion ihren Weg nehmen und sich an ihm mit vielen Ästchen ausbreiten. Endlich setzt sich auf den Bauchstiel auch noch das Amnion fort, welches sich nach hinten in einen feinen Zipfel (Fig. 364 am^1 u. Fig. 360 *am*) verlängert und so unmittelbar bis an die Innenfläche des Chorion heranreicht.

Wie die Embryonen von Spee und Coste uns lehren, *hängt die Entstehung des Bauchstiels in erster Reihe mit der außerordentlich früh erfolgenden Anlage des Amnion zusammen*. Aus dem Umstand, daß dieses nach hinten zipfelförmig (Fig. 364 am^1) ausgezogen ist und mit der Spitze bis an das Chorion heranreicht, geht hervor, daß sein Verschluß beim menschlichen Embryo ganz am hinteren Ende des Körpers stattfindet, und daß dabei gleichzeitig die Nahtstelle als Verbindung mit dem Chorion dauernd erhalten bleibt.

Die Verbindung dient dann auch als Weg für die Allantois, um ans Chorion zu gelangen, wenn sie sich als Ausstülpung des Epithels der Beckendarmhöhle an ihrer ventralen Fläche anlegt. Es ist daher hier am Platze, etwas näher auf die in früherer Zeit einmal lebhaft erörterte *Allantoisfrage* beim Menschen einzugehen.

Da bei den Säugetieren die Allantois (Fig. 339 *al*) eine großegestielte Blase darstellt, die aus dem Bauchnabel hervorwuchert, bis sie sich an die äußere Eihülle (*sz*) anlegt und ihr nebst Bindegewebe die Nabelgefäße zuführt, war man immer und immer wieder bemüht, eine solche Bildung auch bei menschlichen Embryonen aufzufinden. Der Beweis ihrer Existenz beim Menschen schien durch einen frühzeitigen Embryo geliefert zu sein, an welchem eine kugelige, sackförmige Allantois beschrieben worden ist.

Da indessen dieser Embryo in verschiedener Hinsicht große Abweichungen von anderen bekannten menschlichen Embryonen des entsprechenden Stadiums darbot, wurde von vielen Seiten die Angabe mit großem Zweifel aufgenommen und von His die Vermutung ausgesprochen, es handele sich in diesem Falle überhaupt nicht um einen menschlichen Embryo.

Bei kritischer Prüfung des einschlägigen Materials kann es keinem Zweifel mehr unterliegen, daß es beim Menschen nicht zur Entwicklung einer frei aus der Leibeshöhle heraushängenden Allantoisblase, sondern nur zu einem engen, kurzen, im Bauchstiel eingeschlossenen Epithelrohr kommt.

Wie aus den schönen Untersuchungen menschlicher Embryonen von His hervorgeht, findet man an Querdurchschnitten den Bauchstiel zusammengesetzt:

1. aus der zipfelförmigen Verlängerung des Amnion,
2. unterhalb derselben aus reichlich entwickeltem, embryonalen Bindegewebe,
3. aus der Allantoisanlage, die nur einen sehr engen, von Epithel ausgekleideten Gang darstellt,
4. aus den Nabelgefäßen, von welchen die Arterien dem Allantoisgang dicht anliegen, während die Venen näher dem Amnion verlaufen.

Bei der Frage, wie sind diese Teile entstanden, scheint mir die naturgemäßeste Erklärung diejenige, welche sich an die von anderen Säugetieren bekannten Verhältnisse anschließen läßt. Es ist nun ein solcher Anschluß möglich bei folgender Annahme:

Sehr frühzeitig, wenn der Enddarm sich eben anzulegen beginnt, entsteht an seiner ventralen Seite als Anlage der Allantois ein zellenreicher Höcker, der nur eine kleine Ausstülpung des Darmdrüsenblattes einschließt. Der Allantoishöcker wächst aber nicht frei wie bei den übrigen Säugetieren (Fig. 339 *al*) in die Leibeshöhle hinein, sondern wuchert an der ventralen Bauchwand und von ihrer Umschlagsstelle in das Amnion an der ventralen Wand des letzteren (Fig. 364 *am*[1]) bis zur Anheftungsstelle am Chorion hin. Die Ausstülpung des Darmdrüsenblattes verlängert sich hierbei zum engen Allantoisgang; eine mächtige Bindegewebswucherung führt die Nabelgefäße mit sich zum Chorion heran, breitet sich dann in der bekannten Weise an seiner Innenfläche aus und dringt in die Zotten des Chorions hinein.

Es benutzt also die Allantois bei ihrer Entwicklung, anstatt frei an das Chorion heranzuwachsen, die schon vorhandene Verbindung, welche zwischen ihr und dem Embryo durch das zipfelförmig verlängerte Amnion (*am*[1]) hergestellt wird. Dieser Entwicklungsmodus aber läßt sich vielleicht daraus herleiten, daß das hintere Ende des Embryos beim Menschen, wie die Fig. 363 u. 364 zeigen, durch die Nahtstelle des Amnion dicht am Chorion fixiert ist, wodurch die Allantois bis zu dieser nur eine kurze Strecke zu wuchern hat.

Das frühzeitige Auftreten der Allantois endlich wird uns verständlich erscheinen, wenn wir uns daran erinnern, daß Organe von hoher physiologischer Wichtigkeit im allgemeinen die Tendenz zu einer beschleunigteren Entwicklung haben, und daß in der Reihe der Säugetiere die Vorkehrungen zur Ernährung des Embryos durch eine Placenta immer vollkommener werden. —

Während über die ersten Anfänge der menschlichen Entwicklung noch wenige Beschreibungen vorliegen, besitzen wir befriedigendere Einblicke in die Veränderungen, welche die embryonalen Hüllbildungen beim Menschen von der 5. Woche an erleiden.

Während ich die jüngsten menschlichen Fruchtblasen wegen ihrer großen Seltenheit eine jede für sich besprochen habe, wollen wir von jetzt ab bei den weiter vorgerückten Stadien die einzelnen Eihüllen in systematischer Folge untersuchen.

Nach ihrem Ursprung kann man die Hüllen, welche den Embryo einschließen, in zwei Gruppen einteilen, erstens in solche, welche von der Keimblase selbst gebildet werden (das Chorion, das Amnion, den Dottersack) und zweitens in solche, welche aus der Schleimhaut der Gebärmutter bei der Implantation des Eies hervorgehen und als Deciduae bezeichnet werden. Eine gesonderte Besprechung erfordert dann noch der Mutterkuchen oder die Placenta, weil sie aus der Vereinigung und Durchwachsung kindlicher und mütterlicher Teile (Placenta foetalis und Placenta materna) hervorgeht, und endlich die Nabelschnur.

I. Die kindlichen Eihäute (Chorion, Amnion, Dottersack).

1. Das Chorion.

Das Chorion ist in den ersten Wochen der Schwangerschaft auf seiner ganzen Oberfläche mit Zotten bedeckt (Fig. 363, 365 *Ch*, 366) und mit Endästen der Nabelgefäße versehen.

Von den reichverzweigten Zottenbüscheln, die schon bei 6 Wochen alten Früchten zu beobachten sind, gewinnt man eine gute Vorstellung aus der prachtvollen Abbildung (Fig. 367), die uns KOLLMANN von einem menschlichen Embryo dieses Alters in seinem künstlerisch ausgeführten Atlas gibt.

Nachdem das Wachstum des Chorions eine Zeitlang gleichmäßig fortgeschritten ist, beginnen vom Anfang des 3. Monats an sich Unterschiede auszubilden zwischen dem Teil, welcher der Uteruswand, die zur Decidua basalis wird, direkt anliegt, und zwischen dem übrigen größeren Teil, welcher von der Decidua capsularis umwachsen worden ist (Fig. 368). Während an diesem (*Chl*) die Zotten in ihrem Wachstum einen Stillstand erfahren, nehmen sie an jenem (*Pf*, *Chf*) außerordentlich an Größe zu und gestalten sich zu langen und an ihrer Basis dicken, baumartig verzweigten Gebilden (Fig. 379 *Z*), die weit über die Oberfläche der sie tragenden Membran, zu Büscheln vereint, hervorspringen und tief in die mütterliche Schleimhaut hineinwachsen. Man unterscheidet daher diesen Teil, mit dem wir uns bei Untersuchung der reifen Placenta noch genauer beschäftigen werden, als Chorion frondosum von dem übrigen Abschnitt, dem Chorion laeve oder dem glatten Chorion.

Der Ausdruck „glattes Chorion“ ist, streng genommen, nicht ganz zutreffend. Von den anfangs überall entwickelten Zöttchen bleiben auch später einige auf dem Chorion laeve erhalten, namentlich in der Umgebung des Mutterkuchens. Sie wuchern in die Decidua capsularis (Fig. 368 *Dr*) hinein, eine feste Verbindung mit ihr bewerkstelligend.

Gleichzeitig hat sich noch ein zweiter Gegensatz zwischen Chorion frondosum und Chorion laeve ausgebildet. Im Bereich des Chorion laeve beginnen die von den Arteriae umbilicales abstammenden Blutgefäße mehr und mehr zu verkümmern, während das Chorion frondosum immer reicher mit Blutgefäßen versorgt wird und schließlich

allein die Endausbreitung der Arteriae umbilicales trägt. So wird der eine Abschnitt gefäßleer, der andere außerordentlich gefäßreich und Ernährungsorgan des Embryos.

In histologischer Hinsicht baut sich das Chorion laeve, das bei Betrachtung von der Fläche dünn und durchscheinend ist, 1. aus einer



Fig. 367. **Menschlicher Embryo von 19 mm Scheitelsteißlänge samt den Embryonalhüllen. Alter 6 Wochen.** Nach KOLLMANN.
Man sieht das Chorion mit seinen Zottenbäumchen und das durch einen Zwischenraum getrennte Amnion, zwischen beiden das Nabelbläschen an einem langen Stiel (Ductus vitello intestinalis), bedeckt von den Dottersackgefäßen (Vasa omphalomesenterica), in der Amnionhöhle den Embryo mit seiner noch kurzen Nabelschnur.

Bindegewebsmembran und 2. aus einer Epitheldecke auf, welche mit dem ursprünglichen Trophoblast (Fig. 356 *cyt.*) identisch ist.

Die bindegewebige Membran besitzt zuerst die Charaktere des embryonalen Gallertgewebes, zeigt daher in einer homogenen Grundsubstanz verzweigte, sternförmige Zellen. Später wandelt sich das Gallertgewebe wie an anderen Stellen des Körpers in faseriges Bindegewebe um.

Das Epithel des Chorion besteht in den ersten Monaten nach den Angaben von KASTSCHENKO, SEDGWICK MINOT, KUPFFER, SELENKA, KEIBEL, KOSSMANN, STRAHL u. a. aus zwei Schichten, aus einer oberflächlichen Schicht, in welcher keine Zellgrenzen sichtbar sind



Fig. 368. **Schematisches Durchschnittsbild durch die schwangere Gebärmutter eines Menschen.** Aus WIEDERSHEIM. *U* Gebärmutter; *UH* Höhle derselben; *Tb* Tube; *Dv*, *Dr* Decidua vera, Decidua reflexa; *Pu* Placenta uterina (Decidua serotina); *Pf* Placenta foetalis oder Chorion frondosum (*Chf*); *Chl* Chorion laeve; *A* mit Fruchtwasser erfüllte Höhle des Amnion; *D* Dotterbläschen; im Embryo sieht man die Nabelgefäße (*Al*); † die von der Vena umbilicalis durchsetzte Leber; *H* das Herz; *A* die Aorta; *ci* und *cs* die Vena cava inferior und superior; *p* Vena portarum.

(protoplasmic layer, Syncytium, Plasmodium (MARCHAND)), und aus einer tieferen Schicht, in der die einzelnen Zellen deutlich getrennt sind. Weitere Angaben über Herkunft und Bedeutung der zwei Schichten folgen bei Beschreibung der Placenta.

Die vom Chorion umschlossenen embryonalen Anhänge, Amnion und Dottersack, erleiden beim Menschen während der Schwangerschaft folgende Veränderungen:

2. Das Amnion.

Das Amnion (*am*) liegt gleich nach seiner Entstehung der Oberfläche des Embryos (Fig. 363 u. 364) dicht auf, dehnt sich aber bald

aus, indem sich Flüssigkeit, der Liquor amnii, in seiner Höhle ansammelt (Fig. 355, 341 [5], 367). Es vergrößert sich in weit stärkerem Maße als bei anderen Säugetieren, bei denen es oft kleiner als die Allantoisblase angetroffen wird (vgl. Eihüllen des Kaninchens, Fig. 344); schließlich füllt es beim Menschen die ganze Eiblase aus, indem es sich überall der Innenwand des Chorion dicht anschmiegt (Fig. 367, 368 A). Dann umhüllt es auch den Bauchstiel und den gestielten Dottersack, eine Amnionscheide um sie bildend, und vereinigt sie zu einem einzigen Strang, der den Embryo mit dem Chorion verbindet, zur Nabelschnur (Fig. 367, 368).

Die Wand des Amnion ist ziemlich dünn und durchscheinend und besteht wieder, wie das Chorion, aus einer Epithel- und einer Bindegewebsschicht.

Das Epithel, aus dem äußeren Keimblatt hervorgegangen, kleidet die Amnionhöhle von innen aus und geht am Hautnabel in die Epidermis des Embryos über; an der Übergangsstelle ist es geschichtet, sonst eine einfache Lage von Pflasterzellen. Die Bindegewebsschicht ist dünn und hängt am Nabel mit der Lederhaut zusammen.

Das Amnion- oder Fruchtwasser ist schwach alkalisch und enthält etwa 1% feste Bestandteile, unter welchen Eiweiß, Harnstoff und Traubenzucker gefunden werden. Seine Menge ist im 6. Monat der Schwangerschaft am bedeutendsten und beträgt oft nicht weniger als 1 Liter, hierauf nimmt es bis zur Geburt etwa um die Hälfte in demselben Maße ab, als der Embryo durch ein stärkeres Wachstum mehr Raum für sich beansprucht. Unter abnormen Verhältnissen kann die Ausscheidung des Fruchtwassers eine noch bedeutendere werden und unter beträchtlicher Ausdehnung des Amnion zu Zuständen führen, die man als Wassersucht desselben oder als Hydramnion bezeichnet hat.

3. Der Dottersack.

Der Dottersack (das Nabelbläschen, Vesicula umbilicalis) schlägt beim Menschen eine entgegengesetzte Entwicklungsrichtung als das Amnion ein; während dieses sich immer mehr vergrößert, schrumpft er zu einem der Beobachtung sich leicht entziehenden Gebilde zusammen.

Bei den menschlichen Früchten der 2. und 3. Woche (Fig. 358, 359, 360) füllt der Dottersack (*ds*) die Keimblase nur zum kleinen Teil aus und ist von dem noch als Rinne vorhandenen Darm nicht abgegrenzt. Dann beginnt sich eine schärfere Sonderung von der Embryonalanlage auszubilden, dadurch, daß in ihrem vorderen und hinteren Bezirk der Kopf- und Schwanzdarm sich durch den früher (S. 316) beschriebenen Faltenmechanismus abschnüren (Fig. 363 u. 364).

An noch älteren Embryonen (Fig. 369) ist der Dottersack durch weiter fortgeschrittene Abschnürung ein ansehnliches, ovales Bläschen, das durch einen kurzen, dicken Stiel, den Dottergang, mit der Mitte der jetzt zum Rohr umgewandelten Darmanlage verbunden ist. Durch die Vasa omphalomesenterica wird er mit Blut versorgt.

In der 6. Woche (Fig. 367, 355) ist der Dottergang oder Ductus omphaloentericus zu einem langen, dünnen Rohr ausgewachsen, welches früher oder später seinen Hohlraum verliert und sich zu einem soliden Epithelstrang umgestaltet. Ihm sitzt auch später noch das kleine Nabelbläschen, welches, zumal im Vergleich zu dem stark wachsenden Embryo, immer unscheinbarer wird, als eiförmiges Gebilde an (Fig. 368 *D*). Da

jetzt das Amnion infolge stärkerer Ansammlung von Flüssigkeit die ganze Keimblase ausfüllt (Fig. 368), hat es den Dottergang und den Allantoisstrang (*al*) gemeinsam eingehüllt und gleichsam mit einer Scheide (Amnionscheide) umgeben. Das so entstandene Gebilde, der Nabelstrang, Funiculus umbilicalis, stellt jetzt die einzige Verbindung dar zwischen dem in der Amnionflüssigkeit frei schwimmenden Embryo und der Wand der Keimblase. Seine Anheftung an ihr fällt stets zusammen mit der Stelle, an welcher sich der Mutterkuchen entwickelt.

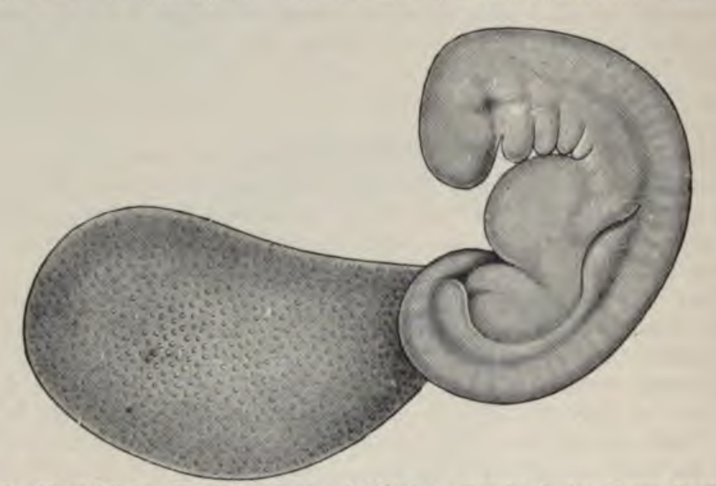


Fig. 369. **Menschlicher Embryo aus der 4. Woche.** Geschenk des Herrn Prof. VEIT. Nach O. HERTWIG.

Das Nabelbläschen (Fig. 368 *D*) ist durch die Vergrößerung des Amnion ganz an die Oberfläche der Fruchtblase gedrängt, wo es zwischen Amnion und Chorion in einiger Entfernung von der Ansatzstelle des Nabelstranges eingeschlossen ist. Hier erhält es sich bis zur Zeit der Geburt, wenn auch in einem ganz rudimentären Zustand. Nur bei sorgsamer Untersuchung ist es gewöhnlich mehrere Zentimeter vom Rande der Placenta entfernt aufzufinden. Im längsten Durchmesser mißt es nur 3—10 mm. So konnte in älteren Lehrbüchern der Anatomie, Physiologie und Entwicklungsgeschichte die Angabe entstehen, daß beim Menschen zuletzt die Vesicula umbilicalis als ein unnötiges Gebilde schwinde, bis durch B. SCHULTZE die Konstanz ihres Vorkommens erwiesen wurde.

II. Die mütterlichen Eihäute.

Die Deciduae.

Wie schon auf S. 354 besprochen wurde, wird das befruchtete und in Entwicklung begriffene menschliche Ei, wenn es in die Gebärmutterhöhle eintritt, in die Uterusschleimhaut eingebettet und in eine Eikapsel allseitig eingeschlossen. Es erhält auf diese Weise sehr früh eine Umhüllung von mütterlichem Gewebe (Fig. 356). Die Eikapsel springt vom Orte der Implantation aus als ein kleiner Hügel in die Gebärmutterhöhle hinein (Fig. 353 u. 354), vergrößert sich aber rasch mit dem Wachstum des Embryos und seiner fötalen Hüllen und füllt dann nicht nur den ganzen Binnenraum des Uterus aus, sondern beginnt

ihn bald auch von Woche zu Woche mehr auszuweiten (Fig. 368). Die Oberfläche der Eikapsel legt sich dann dicht an die Schleimhaut an, welche die übrigen Bezirke der Gebärmutterhöhle auskleidet. Wegen der tiefgreifenden, histologischen Veränderungen, welche während einer Schwangerschaft die Schleimhaut sowohl an der Implantationsstelle, als auch im ganzen Cavum uteri erfährt, und in Anbetracht dessen, daß sie bei der Geburt zum großen Teil mit den kindlichen Eihäuten auch ausgestoßen wird, hat man ihr den Namen „hinfällige Haut" oder Decidua gegeben. Man unterscheidet an ihr dann drei Bezirke (Fig. 368):

1. den Teil, welcher die eingebettete Eiblase nach der Gebärmutterhöhle zu bedeckt, als Decidua capsularis (oder Reflexa *Dr*), 2. den Teil, welcher nach der Uterusmuskulatur zu liegt und den Grund der Grube bildet, in der sich das Ei eingenistet hat, als Decidua basalis (oder Serotina *Pu*) und 3. den übrigen Teil als Decidua vera (*Dv*) oder parietalis (Bonnet).

In der Decidua capsularis (*Dr*) lernen wir eine Bildung kennen, die in dieser vollständigen Weise nur den Menschen und den Affen zukommt; doch finden sich Anfänge einer solchen auch in anderen Abteilungen, wie z. B. beim Meerschweinchen und bei den Carnivoren. Da die Fruchtkapsel beim Menschen anfangs die Höhle der Gebärmutter nicht vollständig ausfüllt, bleibt zwischen der Decidua capsularis und Decidua parietalis (vera) ein mit Schleim erfüllter schmaler Raum übrig.

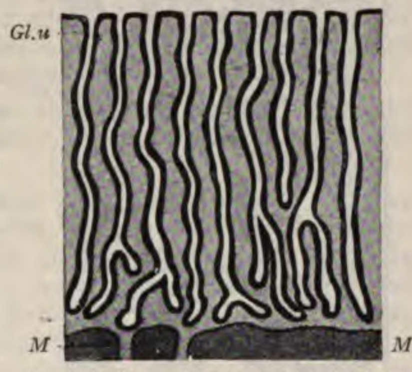


Fig. 370. **Querschnitt durch die Schleimhaut der Gebärmutter.** Schema nach Kundrat und Engelmann. *Gl.u* Uterindrüsen; *M* Muskelschicht der Gebärmutter.

Um die Veränderungen, welche die Gebärmutterschleimhaut während einer Schwangerschaft erfährt, kennen zu lernen, beginnen wir mit ihrer normalen Struktur im jungfräulichen Uterus. Im Zustand der Ruhe stellt die Schleimhaut eine etwa 1 mm dicke, weiche Schicht dar, welche der Muskulatur (*M*) der Gebärmutter, der hier eine Submucosa fehlt, unmittelbar und unverschiebbar aufsitzt (Fig. 370). Sie wird von zahlreichen tubulösen Uterindrüsen (Glandulae uterinae, *Gl.u*) durchsetzt, die mit kleinen Öffnungen an der Oberfläche beginnen und dicht beieinander in geschlängeltem Verlaufe bis zur Muskulatur (*M*) gerade herabziehen, um daselbst häufig dichotom geteilt zu enden.

Schleimhaut und Drüsen werden von flimmernden Zylinderzellen ausgekleidet. Das die Drüsen trennende Bindegewebe ist außerordentlich reich an Zellen, die teils spindelförmig, teils rundlich sind.

Vom Beginn der Schwangerschaft an erleidet die Schleimhaut sehr tief eingreifende Veränderungen, die in den einzelnen Monaten der Schwangerschaft nach den Angaben vieler Forscher (Kundrat und Engelmann, Leopold, Sedgwick Minot, Bonnet u. a.) verschieden ausfallen.

Wir betrachten nacheinander 1. die Decidua vera, 2. die Decidua capsularis und 3. den in die Bildung des Mutterkuchens eintretenden Teil, die Decidua basalis (serotina).

1. Decidua vera (parietalis). Nach den Angaben von LEOPOLD und MINOT nimmt mit dem Beginn der Schwangerschaft die Schleimhaut an Dicke stetig zu, bis sie 1 cm und darüber erreicht, und zwar bis zu der Zeit, wo die wachsende Eiblase sich den Wandungen der Gebärmutter vollständig angelegt hat, also ungefähr bis zum Ende des 5. Monats. Von da an beginnt gewissermaßen ein zweites Stadium, in welchem die Schleimhaut sich wieder unter dem Druck der wachsenden Frucht verdünnt und schließlich nur noch 1—2 mm dick ist. Hierbei verändern sich sowohl die Drüsen als auch das Drüsenzwischengewebe.

Im ersten Stadium vergrößern sich die Uterindrüsen, die anfangs gleichmäßig dicke Röhren sind, und weiten sich namentlich in ihrer mittleren Partie zu buckligen Hohlräumen (den Drüsenkammern) aus (Fig. 371); während sie nach ihrer Ausmündung zu geradgestreckt und mehr in die Länge gezogen sind, legen sie sich mehr nach abwärts in spirale Windungen, die mit Buchten und Aussackungen bedeckt werden.

Auf einem Durchschnitt kann man daher jetzt zwei Schichten an der Decidua vera unterscheiden:

1. eine äußere, kompaktere und zellenreichere Schicht (*C*) und
2. eine tiefere, ampulläre und spongiöse Schicht (*Sp*).

In der ersten Schicht sieht man die Drüsen als geradgestreckte, parallel verlaufende Kanäle. Infolge einer stärkeren Wucherung des Zwischengewebes sind sie weiter auseinandergerückt; an der Oberfläche beginnen sie mit erweiterten, trichterförmigen Grübchen (*tr*). Die Oberfläche einer von der Muskulatur abgezogenen Schleimhaut sieht daher, wie KÖLLIKER

Fig. 371. **Querschnitt durch die Schleimhaut einer Gebärmutter am Beginn der Schwangerschaft.** Schema nach KUNDART und ENGELMANN. *C* kompakte Schicht; *Sp* spongiöse Schicht; *M* Muskulatur der Gebärmutter; *tr* trichterförmige Ausmündung der Uterindrüsen; *e* erweiterte Stelle; *dh* durch Schlängelung und Ausbuchtung der wuchernden Drüsen entstandene Ampullen.

angibt, wegen der erweiterten Drüsenmündungen siebförmig durchbrochen aus.

In der spongiösen Schicht (*Sp*) stößt man auf zahlreiche, übereinander gelagerte, unregelmäßige, buchtige Hohlräume (*dh*), deren Weite bis zur Mitte der Schwangerschaft beständig zunimmt, und die schließlich nur noch durch dünne Septen und Balken des Grundgewebes getrennt sind. Das Bild erklärt sich aus dem Umstande, daß die Drüsen sich in ihren mittleren Teilen stark geschlängelt und buchtig erweitert haben.

Das flimmernde Zylinderepithel von der Schleimhaut der Gebärmutter schwindet nach und nach an der Oberfläche vollständig; schon am Ende des 1. Monats der Schwangerschaft beginnt es vernichtet zu werden. In den Drüsen erleidet das Epithel tiefgreifende Veränderungen. In den ersten Monaten werden noch alle Hohlräume von ihm überzogen, was bei der Vergrößerung derselben eine lebhafte Zellvermehrung voraussetzt. Dabei gehen die ursprünglich langen Zylinderzellen teils in kleine, würfelförmige, teils in breite, platte Gebilde über, mit Ausnahme der an die Muskelhaut angrenzenden Drüsenabschnitte. In diesen bewahren die Zellen mehr oder minder bis zum Ende der Schwangerschaft ihre normale Gestalt und dienen später zur Regeneration der Epitheldecke der Uterusschleimhaut.

Im 4. und 5. Monat findet man noch alle Hohlräume bis zu den Drüsenmündungen von einem schmalen Saume würfliger bis platter Epithelzellen ausgekleidet.

Im Zwischendrüsengewebe gehen gleichfalls im ersten Stadium lebhafte Wucherungsprozesse, namentlich in der oberen, kompakten Schicht, vor sich. Es bilden sich in dieser 30—40 μ große, kugelige Gebilde, die von FRIEDLÄNDER Deciduazellen genannt worden sind. Sie liegen an manchen Stellen so dicht beieinander, daß sie infolgedessen und wegen ihrer Form einem Epithel sehr ähnlich aussehen. In der spongiösen Schicht finden sie sich gleichfalls, werden aber in den Balken und Septen mehr längsgestreckt und spindelig.

Im zweiten Stadium, in welchem die Decidua vera vom 6. Monat an erheblich dünner wird und durch den Druck der wachsenden Frucht von 1 cm bis zu 2 mm Durchmesser allmählich abnimmt, gehen in den einzelnen oben angeführten Teilen mancherlei Rückbildungsprozesse vor sich.

Die Drüsenmündungen, welche die siebförmige Beschaffenheit der Innenfläche der Decidua bedingten, werden immer schwerer zu erkennen und verstreichen schließlich vollständig.

Die innere, kompakte Schicht nimmt eine gleichmäßige, dichte, lamellöse Beschaffenheit an, da durch den Druck die in ihr gelegenen Drüsenhohlräume vollständig zusammengepreßt werden und dann unter Schwund ihres Epithels verlöten.

In der spongiösen Schicht bleiben die Drüsenhohlräume erhalten, werden aber infolge des Drucks in Spalträume umgewandelt, welche zur Wand der Gebärmutter parallel gestellt und durch Scheidewände getrennt sind, die im Verhältnis zu früheren Monaten der Schwangerschaft sich noch sehr verschmächtigt haben. Die an die kompakte Schicht angrenzenden Drüsenräume haben ihr Epithel verloren oder zeigen Zellentrümmer und eine von feinen Körnchen durchsetzte, schleimige

Masse; nach der Muskulatur der Gebärmutter zu besitzen sie dagegen noch ein gut erhaltenes, kurzzylindrisches bis würfelförmiges Epithel.

2. Die Decidua capsularis (reflexa) bietet in ihrem Bau große Übereinstimmung mit der Decidua vera dar. Auch hier finden sich Uterindrüsen, deren Mündungen in Spalten führen, die zur Oberfläche der Reflexa parallel gestellt und von Würfelepithel ausgekleidet sind. Im Drüsenzwischengewebe treten dieselben großen, runden Deciduazellen wie in der Decidua vera auf. Vom 5. Mona



Fig. 372. **Uterus gravidus vom Menschen aus dem 4. Monat. Sagittalschnitt, ver kleinert.** Nach STRAHL.

an beginnt der Zwischenraum zwischen Decidua vera und capsulari (Fig. 372) zu verschwinden; beide Eihäute werden von jetzt ab nac Schwund ihres Epithels fest aufeinandergepreßt und verkleben schließ lich vollständig miteinander. Hierbei wird die Decidua capsularis, i der mit Ausnahme der Übergangsstelle die Drüsenräume schwinden so außerordentlich verdünnt, daß sie nur noch einen feinen, zuweile ½ mm breiten Streifen ausmacht. Eine Trennung der beiden Häut stößt am Ende der Schwangerschaft auf große Schwierigkeiten, is aber zuweilen noch teilweise ausführbar.

Außerdem ist die Decidua capsularis auch nach innen mit dem orion in späteren Monaten fest verklebt, und da das Chorion wieder m Amnion dicht anliegt, so gelangt man jetzt bei Durchschneidung Muskelwand der Gebärmutter und nach Eröffnung der aufeinanderpreßten Eihüllen direkt in die Amnionhöhle, in der der Embryo im uchtwasser schwimmt.

Nach Untersuchungen einiger Forscher (SEDGWICK MINOT u. a.) die Zerstörung der Decidua capsularis noch eine weitaus größere; on vom 2. Monat an beginnt eine hyaline Degeneration, die im 3. Monat rächtlich fortgeschritten ist; im 6. und 7. Monat führt sie zu einem lständigen Schwund der Membran durch Resorption.



373. **Uterus gravidus vom Menschen aus dem 5. Monat, verkleinert. Sagittalschnitt.** *P* Placenta. Nach STRAHL.

3. Der dritte Abschnitt der Uterusschleimhaut oder die **Decidua** salis (**serotina**) ist derjenige Teil, welcher sich mit dem Chorion ndosum zur Herstellung des Mutterkuchens oder der Placenta, eines nährungsorgans für den Embryo, verbindet.

Nach den Angaben von KUNDART, LEOPOLD u. a. erleidet die cidua basalis ähnliche Veränderungen wie die Decidua vera, indem sich dabei in eine compacta und spongiosa sondert. Auch hier wuchern Uterindrüsen in ihren tieferen Abschnitten und gestalten sich in Decidua basalis spongiosa zu unregelmäßigen Räumen um, die aber n Anfang an mehr in die Breite gezogen sind. Später werden sie noch hr durch den Druck und das Wachstum der Placenta zu engen, der erfläche der Gebärmutter parallel gelagerten Spalten zusammenreßt. Die Drüsenepithelien zerfallen in noch größerem Umfang als

in der Decidua vera und lösen sich, indem sie zerfallen und verquellen, von den bindegewebigen Wandungen ab; nur in den an die Muskellage angrenzenden Drüsenabschnitten erhalten sich die Zylinderzellen. In dem veränderten Bindegewebsstroma finden sich vielkernige Protoplasmamassen, die sogenannten Riesenzellen.

Einen lehrreichen Einblick in das Verhalten der Fruchtblase zu den Wandungen der Gebärmutter geben zwei Abbildungen (Fig. 372 u. 373) nach STRAHL, Durchschnitte durch die Gebärmutter im 4. und 5. Monat der Schwangerschaft. Sie zeigen, wie das Amnion infolge seines raschen Wachstums das Keimblasencölom jetzt ganz verdrängt hat, überall dem Chorion dicht anliegt und auch die schon länger gewordene Nabelschnur einscheidet, wie ferner ein Abschnitt der Gebärmutterschleimhaut mit dem angrenzenden Chorion zum Placentarbezirk umgewandelt ist. In Fig. 364 ist die Decidua capsularis noch durch einen spaltförmigen Rest der Gebärmutterhöhle von der Decidua vera getrennt. In Fig. 365 ist auch dieser Rest geschwunden; die Decidua capsularis hat sich an die Decidua vera fest angelegt und ist mit ihr verschmolzen.

III. Die Placenta.

Die Placenta ist ein sehr blutgefäßreiches, sich schwammig oder teigig anfühlendes, scheibenförmiges Gebilde, das auf dem Höhepunkt seiner Entwicklung 15—20 cm im Durchmesser mißt und 3—4 cm dick ist. Ihr Gewicht beträgt etwas mehr als 1 Pfund (500 Gramm). Die dem Embryo zugekehrte Fläche der Scheibe ist konkav (Fig. 372 und 374) und, da sie einen Überzug von Amnion besitzt, vollkommen glatt; die der Uteruswand aufsitzende Fläche (Fig. 375) ist konvex, fühlt sich nach ihrer Ablösung bei der Geburt uneben an und wird durch tiefe Furchen in einzelne Lappen oder Kotyledonen zerlegt.



Fig. 374. **Reife menschliche Placenta, frisch. Amnionfläche.** Nach STRAHL.

Der normale Sitz der Placenta ist in der Mehrzahl der Fälle am Grunde der Gebärmutter (am Fundus uteri), wo sie bald mehr nach der linken, bald mehr nach der rechten Seite zu entwickelt ist. In-

folgedessen kann durch sie entweder die eine oder die andere Ausmündung des Eileiters zugedeckt und verschlossen werden (vgl. Fig. 354).

In selteneren Fällen ist die Placenta anstatt am Grund, weiter nach abwärts nach dem inneren Muttermunde zu mit der Wand der Gebärmutter verbunden. Es rührt dies daher, daß das befruchtete Ei, wenn es aus dem Eileiter in die Gebärmutterhöhle gelangt, infolge abnormer Verhältnisse weiter nach abwärts herabsinkt, anstatt sich gleich an der Schleimhaut festzusetzen. Ausnahmsweise findet sogar die Anheftung erst ganz unten in unmittelbarer Nähe des inneren Muttermundes statt. In diesem Falle wächst die Placenta, je mehr sie sich beim Wachstum der Frucht ausdehnt, entweder teilweise oder ganz über den Muttermund herüber und verschließt ihn mehr oder minder vollständig. Diese Anomalie ist als Placenta praevia (lateralis oder centralis) bekannt und stellt ein gefährliches Vorkommnis dar, weil der regelrechte Verlauf der Geburt gestört wird.



Fig. 375. **Reife menschliche Placenta, frisch. Ablösungsfläche.** Nach Strahl.

Infolge der tiefen Lage des Mutterkuchens werden schon während der Schwangerschaft oder erst beim Eintritt der Wehen lebensgefährliche Blutungen verursacht, weil sich der Mutterkuchen vorzeitig von der Wand der Gebärmutter ablöst, wodurch große Blutgefäße zerrissen und geöffnet werden.

Die Untersuchung der feineren Struktur der Placenta stößt auf größere Schwierigkeiten, da sie ein sehr weiches und von zahlreichen, weiten Bluträumen durchsetztes Organ ist. Daher herrschen auch über mehrere Punkte, welche für die Beurteilung des Baues von größter Wichtigkeit sind, noch sehr entgegengesetzte Ansichten, über die es mir — was auch die Ansicht von Strahl in seinem zusammenfassenden

Artikel im Handbuch ist — zurzeit nicht möglich erscheint, ein abschließendes Urteil zu gewinnen.

Bei der Beschreibung gehen wir am besten von der Tatsache aus, daß sich die Placenta, wie schon früher erwähnt wurde, aus zwei Teilen aufbaut, aus einem Teil, der von seiten des Embryos, und aus einem anderen Teil, der von seiten der Mutter geliefert wird, aus der Placenta foetalis und der Placenta uterina (Fig. 379).

Die Placenta foetalis ist der mit vielverzweigten Zotten reich bedeckte Teil des Chorion (Chorion frondosum). Die Zotten (*z*) erheben sich, zu größeren Büscheln oder Kotyledonen vereint, von einer derben Membran, der Membrana chorii (*m*), in welcher die starken Hauptäste der Nabelarterien und Venen ihren Weg nehmen. Sie bestehen 1. aus größeren Hauptstämmen (*Z*), die in gerader Richtung von der



Fig. 376. **Zotten aus der menschlichen Placenta isoliert.** Nach einem Injektionspräparat von THIERSCH. Nach STRAHL.

Membrana chorii ausgehen und sich mit ihren Enden (h^1) in die gegenüberliegende Placenta uterina einsenken und fest verbinden, und 2. aus zahlreichen, unter rechtem oder spitzem Winkel nach allen Seiten entspringenden Nebenästen (*f*), die ihrerseits wieder mit feinen Zweigen bedeckt sind. Auch von diesen ist ein kleiner Teil (h^2) mit seinen Enden mit dem Gewebe der Placenta uterina verwachsen (LANGHANS), so daß eine Trennung des kindlichen und des mütterlichen Anteils nur durch gewaltsame Zerreißung bewerkstelligt werden kann. Daher hat KÖLLIKER in passender Weise die Verzweigungen der Chorionzotten in Haftwurzeln (h^1, h^2) und in freie Ausläufer (*f*) unterschieden.

Zu jedem Chorionbäumchen (Fig. 376) begibt sich ein starker Ast einer Nabelarterie (Art. umbilicalis), der sich, der Verzweigung des Bäumchens entsprechend, in feinere Äste auflöst; die aus diesen hervorgehenden Kapillarnetze sind ganz oberflächlich unter dem Zottenepithel gelegen. Aus ihnen sammelt sich das Blut in abführende Ge-

fäße, die sich zu einem aus dem Chorionbäumchen wieder austretenden, einfachen Hauptstamm verbinden. Somit ist das Gefäßsystem der Placenta foetalis ein vollkommen abgeschlossenes. Eine direkte Vermischung von kindlichem und mütterlichem Blut kann in keiner Weise stattfinden; dagegen ist die Vorbedingung zu einem leichten Austausch flüssiger und gasförmiger Blutbestandteile durch die ganz oberflächliche Lage der dünnwandigen und sehr weiten Kapillaren gegeben.

Die Stützsubstanz der Chorionbäumchen ist in den feineren Zweigen Gallertgewebe mit sternförmigen und spindeligen Zellen; in den stärkeren Stämmen nimmt sie eine mehr fibrilläre Beschaffenheit an.

Über das Epithel der Membrana chorii und der Zotten gingen die Ansichten der Forscher hinsichtlich des wichtigen Punktes, ob es rein kindlichen oder gemischten Ursprunges sei, lange Zeit auseinander; doch scheint mir jetzt die Entscheidung zugunsten der ersten Alternative gefallen zu sein. In der Angelegenheit geben die Untersuchungen von LANGHANS, KASTSCHENKO, SEDGWICK MINOT, WALDEYER, KUPFFER, Graf SPEE, KEIBEL, SELENKA, STRAHL, MERTENS, MARCHAND, GROSSER usw. vielfache Aufklärung.



Fig. 377. **Querschnitt durch eine Chorionzotte des in Fig. 369 abgebildeten menschlichen Embryos.** *g* Gallertmasse; *che* Chorionepithel; *sy* Syncytium; *z* Zäckchen an der Oberfläche des Syncytiums; *bl* Blutgefäßkapillaren.

In einem Punkte stimmen alle Beobachter, welche das Epithel des Chorion frondosum in den verschiedenen Monaten der Schwangerschaft auf das sorgfältigste untersucht haben, überein, daß man zwei Schichten mit Deutlichkeit unterscheiden kann (Fig. 377): 1. eine der Zottengallerte und der bindegewebigen Membrana chorii unmittelbar aufliegende „LANGHANSsche Zellenschicht", in der sich einzelne Zellindividuen abgrenzen lassen (*che*), und 2. eine vielkernige, protoplasmatische Schicht (*sy*). In dieser sind getrennte Zellen auf keine Weise zur Anschauung zu bringen. Es kann daher als das Chorion- und Zottensyncytium (*sy*) oder mit MARCHAND als Plasmodium oder plasmodiale Schicht von der LANGHANSschen Schicht unterschieden werden. Es hat die Neigung, sich in Osmiumsäure und Farbstoffen intensiver als das Epithel zu färben. In ihm finden sich kleinere und stärker granulierte Kerne als im Epithel, ferner aber auch Vakuolen. In allen diesen Eigenschaften gleicht das Zottensyncytium außerordentlich der vielkernigen Protoplasmaschicht, in welche sich bei manchen Säugetieren das Epithel der Gebärmutterschleimhaut umwandelt, wenn sich ihm die Keimblase anlagert und dabei das Chorion fest und dauernd mit ihm verlötet (STRAHL, LÜSEBRINK, SELENKA usw.). Um Verwechslungen vorzubeugen, hat MARCHAND zwischen einem uterinen Syncytium, dem umgewandelten Epithel der Gebärmutterschleimhaut, und einem ektodermalen Plasmodium unterschieden. Unter diesem versteht er die vielkernige Protoplasmaschicht ohne Zellgrenzen über der LANGHANSschen Zellschicht des Chorion und der Zotten, also unser Zotten-

syncytium, über dessen Abstammung die Ansichten noch geteilt sind (siehe auch S. 384).

Schon bei 4 Wochen alten menschlichen Eiern ist der doppelschichtige Überzug des Chorion und seiner Zotten, wie KUPFFER, Graf SPEE, KEIBEL, KOSSMANN, STRAHL bestätigen, deutlich vorhanden und zeigt in seinen zwei Schichten die oben namhaft gemachten, unterscheidenden Merkmale ausgeprägt. In späteren Monaten erfährt er bemerkenswerte Veränderungen, die in den einzelnen Bezirken, an der Basalplatte des Chorion frondosum, am Chorion laeve und an den Zotten, verschieden ausfallen.

Was zuerst die tiefere Schicht oder das Chorionepithel (LANGHANSsche Zellschicht) betrifft, so verdickt es sich im Bereich der Basalplatte des Chorion frondosum zu einzelnen, unregelmäßigen Herden, während es dazwischen zu einer einfachen Zellenlage verdünnt ist. „An den Zotten wird die Epithelschicht nach dem 1. Monat immer unansehnlicher und ist nach dem 4. Monat nur noch an wenigen isolierten Herden, den von LANGHANS und KASTSCHENKO sorgfältig beschriebenen Zellknoten, vorhanden" (MINOT). Am Chorion laeve endlich bleibt es in ganzer Ausdehnung und in einer Dicke von zwei bis drei Zellenlagen erhalten.

Die äußere Schicht oder das Chorionsyncytium steht in seiner Ausbreitung zum Epithel meist in einem Gegensatz. Wo dieses am besten entwickelt ist, wird es rückgebildet, und umgekehrt. So fehlt im Bereich des Chorion laeve vom 7. Monat an jede Spur eines Syncytium, an den Zotten dagegen bildet es einen kontinuierlichen Überzug, in welchem sich hier und da besondere Verdickungen, die sogenannten Proliferationsinseln, ausbilden. An vielen Stellen ist es einer merkwürdigen Metamorphose unterworfen; es wandelt sich in eine hyaline, eigentümlich glänzende Substanz um, die von zahlreichen Spalten und Lücken durchsetzt wird und daher von LANGHANS den Namen „kanalisiertes Fibrin" erhalten hat. Seine Menge nimmt mit dem Alter der Placenta zu.

Lagen kanalisierten Fibrins, dessen Entstehung übrigens von manchen Autoren auf einen Niederschlag von Fibrin aus der Blutbahn der intervillösen Räume zurückgeführt wird, finden sich sowohl an der Oberfläche der Zotten als auch an der Basalplatte des Chorion frondosum. Eine Vorstellung von dieser eigentümlichen Bildung, welche mir in histologischer Hinsicht noch keineswegs aufgeklärt zu sein scheint', gibt die unterstehende Fig. 378, welche der Entwicklungsgeschichte von SEDG. MINOT entnommen ist. — Fibrinabscheidungen finden sich von einem bestimmten Zeitpunkt an auch auf der Decidua basalis vor, wo sie als ROHRscher und NITABUCHscher Fibrinstreifen beschrieben werden.

Bevor ich die Frage nach der Herkunft und Bedeutung der zwei im Überzug des Chorion unterschiedenen Schichten erörtere, halte ich es für zweckmäßig, uns noch zuvor mit dem Bau des zweiten Bestandteils des Mutterkuchens, der von seiten der Gebärmutter geliefert wird, mit der Placenta uterina, bekannt zu machen. Ihr Bau bereitet ebenfalls der Untersuchung große Schwierigkeiten und wird dementsprechend in verschiedener Weise beurteilt.

Die Placenta uterina entwickelt sich aus dem als Decidua basalis unterschiedenen Teil der Uterusschleimhaut. Sie löst sich bei der Geburt, wie der entsprechende Teil der Decidua vera, von der Innen-

fläche der Gebärmutter an der auf Fig. 379 angegebenen Trennungslinie (*Tr*) ab. Sie bildet alsdann eine dünne Membran von nur 0,5 bis 1 mm Dicke, die Basalplatte WINKLERS, und stellt einen vollständigen Überzug über der Placenta foetalis her, welche durch sie unseren Blicken bei der Lösung der Eihäute entzogen wird. Am Rande geht sie unmittelbar in die Decidua vera und capsularis über.

Ihre der Gebärmutter zugewandte Fläche (Fig. 375) wird durch tiefe Furchen in einzelne Abteilungen zerlegt. Den Furchen entsprechend, nehmen von der entgegengesetzten Fläche der Membran stärkere und schwächere bindegewebige Scheidewände, die Septa

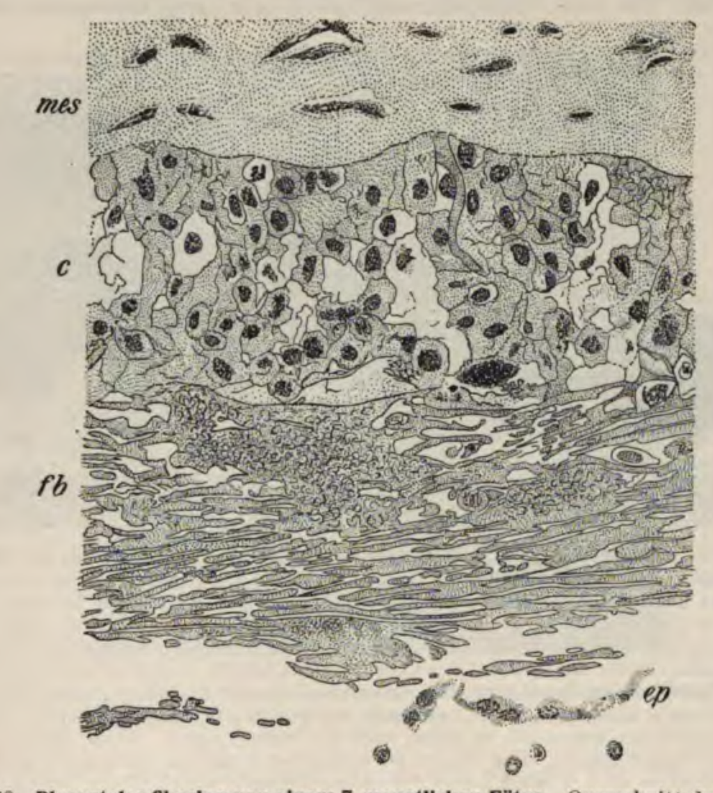


Fig. 378. **Placentales Chorion von einem 7 monatlichen Fötus.** Querschnitt durch das Epithel und den angrenzenden Teil des Stroma. Vergr. 445 mal. Nach SEDG. MINOT. *mes* mesodermales Stroma; *c* Zellenschicht; *fb* Fibrinschicht; *ep* Reste des Epithels.

placentae (Fig. 368), ihren Ursprung und dringen zwischen die Chorionbäumchen hinein; sie vereinigen immer eine kleine Anzahl derselben zu einem Büschel oder einem Kotyledo. Denken wir uns die Kotyledonen vollständig herausgelöst, so würde an der Placenta uterina eine ihnen entsprechende Anzahl von unregelmäßigen Fächern entstehen. Dieselben sind noch durch feinere, von der Membran und den Septen ausgehende Bindegewebswucherungen in kleinere und weniger tiefe Abteilungen zerlegt.

Die Septen reichen in der Mitte der Placenta mit ihrem Rande nicht bis zum Ursprung der Zottenbäumchen heran, wohl aber ist dies

in einem schmalen, peripheren Bezirk der Fall, wo sie unmittelbar an die Membrana chorii (Fig. 379) anstoßen und sich unter ihr zu einer dünnen und fest anliegenden, von den Ursprüngen der Zotten durchbohrten Membran verbinden. Dieselbe ist von WINKLER als Schlußplatte (*), von KÖLLIKER als Decidua placentalis subchorialis bezeichnet worden. Noch passender ist der von WALDEYER gebrauchte Name: subchorialer Schlußring, weil durch ihn ausgedrückt wird, daß die fragliche Membran nur am Placentarrand vorhanden ist, das mittlere Feld des Chorion aber frei läßt.

Das bindegewebige Gerüst der Placenta uterina besitzt im allgemeinen die Eigenschaften der kompakten, zellenreichen Schicht der Decidua vera und capsularis, zeigt aber eine Verschiedenheit in dem



Fig. 379. **Schematischer Querschnitt durch die menschliche Placenta aus der Mitte des 5. Monats.** Auf die Muskulatur der Gebärmutter (*M*) folgt die spongiöse Schicht der Decidua basalis (*sp*), in welcher bei der Geburt die Abtrennung der Placenta an der mit zwei Strichen (*Tr*) bezeichneten Trennungslinie vor sich geht, daran schließt sich die kompakte Schicht, welche als Placenta uterina bei der Geburt abgestoßen wird. Sie besteht aus der Basalplatte (WINKLER); * Schlußplatte; *i* intervillösen Bluträumen; *bl* den zuführenden Arterien; *r* dem Randsinus. In die Placenta uterina ist die Placenta foetalis hineingewachsen, bestehend aus der Membrana chorii (*m*) und den von ihr ausgehenden Zotten (*Z*), an denen man die Haftwurzeln h^1, h^2 und die freien Ausläufer (*f*) unterscheidet. Das Chorion ist nach innen noch vom Amnion (*A*) überzogen.

Auftreten einer ganz besonderen Zellenform, der sogenannten Riesenzellen. Es sind dies große, graugelb erscheinende Protoplasmaschollen mit 10—40 Kernen, die im 5. Monat sich zu entwickeln beginnen und in der Nachgeburt in großen Mengen gefunden werden; teils liegen sie hier in der Basalplatte, teils in den Septen, gewöhnlich in unmittelbarer Nachbarschaft der großen Gefäße; sie kommen aber auch vereinzelt in der spongiösen Schicht der Decidua basalis und selbst zwischen den angrenzenden Muskelbündeln der Gebärmutter vor (siehe auch S. 374).

Die größten Schwierigkeiten bei der Untersuchung der Placenta uterina bereiten ihre Blutbahnen. Zahlreiche Arterienstämme (Fig. 379) treten durch die Muskelhaut der Gebärmutter hindurch und gelangen in die Basalplatte der Placenta uterina, wo sie in ihrer Struktur b

deutende Wandlungen erfahren. Denn sie verlieren hier ihre Muskelschicht und stellen jetzt nur noch von Endothel ausgekleidete, weite Röhren dar. Aus der Basalplatte dringen sie, spirale Windungen beschreibend, in die Septa placentae ein. Von hier lassen sie sich als gegeschlossene Gefäße nicht weiter verfolgen; ein Übergang in Kapillaren findet an keiner Stelle statt. Dagegen läßt sich der Nachweis führen, daß sie durch Öffnungen in den Septen ihr Blut in ein Lückensystem zwischen den Chorionbäumchen, in die intervillösen oder intraplacentalen Räume (*i*), (Placentarraum von LANGHANS) ergießen. Die blutführenden Räume werden begrenzt auf der einen Seite von der Membrana chorii (*m*) mit ihren Zotten (*z*), auf der anderen Seite von der Basalplatte (*BP*) mit ihren Septen.



Fig. 380. **Schnitt durch den intervillösen Raum mit Zotten einer menschlichen Placenta.** Nach STRAHL.

Um eine genauere Vorstellung als das Schema Fig. 379 von dem Aussehen der intervillösen Räume zwischen den Büscheln der Chorionzotten zu geben, diene die Fig. 380, die Abbildung von einem Schnitt durch ein Stück der reifen, menschlichen Placenta.

Aus dem kavernösen Hohlraumsystem wird das Blut in weite Venenstämme aufgenommen, die ebenfalls nichts anderes als nur von Endothel ausgekleidete Röhren sind. Dieselben sind zu einem Netzwerk in der Basalplatte der Placenta uterina, besonders in der Mitte eines Kotyledo, ausgebreitet und besitzen hier ebenfalls Öffnungen, die direkt in die intervillösen Räume führen. Am Rande der Placenta hängen sie untereinander zusammen und erzeugen dadurch den Randsinus (Fig. 379 *r*) oder den ringförmigen Sinus der Placenta. Derselbe darf jedoch nicht als ein gleichförmig weites Gefäß, sondern muß als ein System von verbundenen, unregelmäßigen Hohlräumen aufgefaßt werden.

Vermöge der beschriebenen Einrichtung werden die Chorionzotten direkt vom mütterlichen Blut umspült. Dabei ist die Blutbewegung, wie sich aus dem Vorgetragenen schon ersehen läßt, infolge der beträchtlichen Erweiterung der Blutbahn eine verlangsamte und eine unregelmäßige, entsprechend der Gestaltung der intervillösen Räume. Im allgemeinen stellt, wie BUMM hervorhebt, jeder Kotyledo ein besonderes Strömungsgebiet des mütterlichen Blutes dar. So viele Kotyledonen die geborene Placenta zeigt, so viele Strömungsgebiete sind vorhanden. Nur nach unten gegen die Membran des Chorion zu hängen die Strömungsgebiete der einzelnen Kotyledonen untereinander zusammen.

Die Frage nach der Bedeutung und Entstehung der intervillösen Bluträume ist viel erörtert und in sehr verschiedener Weise, besonders in früheren Zeiten, beantwortet worden.

Nach der einen Ansicht, welche lange Zeit in Deutschland die am meisten herrschende war, haben die intervillösen Räume ursprünglich keinen Zusammenhang mit dem mütterlichen Gefäßsystem. Entwicklungsgeschichtlich sind sie nichts anderes als Lücken zwischen Chorion und Gebärmutterschleimhaut und sind dadurch entstanden, daß beide sich nicht bis zur Berührung aneinander gelegt haben, sondern nur durch die Zottenspitzen in festeren Zusammenhang getreten sind. Die Spalten würden auf dem frühesten Stadium vom Epithel der Zotten und der mütterlichen Schleimhaut begrenzt sein müssen. Ihren Blutgehalt würden sie nach dieser Ansicht erst später dadurch gewinnen, daß wie KÖLLIKER sich ausdrückt, „die wuchernden Chorionzotten das mütterliche Placentargewebe von allen Seiten anfressen und teilweise zerstören und so eine Eröffnung des Gefäße desselben herbeiführen, die naturgemäß zu einem allmählichen Eindringen des mütterlichen Blutes in die intervillösen Räume führen muß".

Nach der zweiten, ganz entgegengesetzten Ansicht, die ihre Vertreter in VIRCHOW, TURNER, ERCOLANI, LEOPOLD, WALDEYER, KEIBEL, SELENKA, STRAHL, MERTTENS u. a. findet, sind die intervillösen Räume weiter nichts als die kolossal erweiterten kapillaren Blutbahnen der mütterlichen Schleimhaut. Chorion und Decidua serotina legen sich frühzeitig mit ihren Oberflächen auf das innigste aneinander, so daß keine Spalten zwischen ihnen übrig bleiben. Die Zotten wachsen in das Schleimhautgewebe hinein, dessen oberflächliche Kapillaren sich zu umfangreichen Räumen erweitern.

Wenn diese Ansicht richtig ist, so müßten entweder die Chorionzotten ringsum von dünnen Scheiden mütterlichen Gewebes umgeben werden, oder, da eine teilweise oder selbst vollständige Rückbildung des Überzuges ja möglich ist, müßte wenigstens in der Entwicklung der Placenta ein Stadium vorkommen, in welchem ein derartiger Überzug nachweisbar ist. Die genaue Feststellung des wahren Sachverhalts ist mit großen Schwierigkeiten verbunden und kann nur durch das Studium früher Stadien der Entwicklung erreicht werden. Zugunsten der Annahme, daß die intervillösen Räume die erweiterten Kapillaren der mütterlichen Schleimhaut sind, wurden folgende Gesichtspunkte geltend gemacht.

1. In vergleichend-anatomischer Hinsicht läßt sich hervorheben, daß bei allen Säugetieren, bei denen sich eine besondere intrauterine Ernährungseinrichtung entwickelt, die Epithelflächen des Chorion und der Schleimhaut der Gebärmutter unmittelbar aufeinander liegen und sich

bei der Vergrößerung der Oberfläche durch Faltenbildung gegenseitig durchwachsen. Ein intraplacentaler Spaltraum, wie ihn KÖLLIKER für den Menschen angenommen hat, findet sich sonst nirgends bei den Säugetieren. Auch sehen wir bei einigen, wie die Kapillaren der Uterusschleimhaut sich bedeutend erweitern und verdünnte Wandungen erhalten (Nagetiere, Raubtiere usw.), so daß die fötalen Zotten fast unmittelbar von mütterlichen Blute umspült werden. Die Erweiterung der Blutbahn beim Menschen läßt sich somit als eine weitere Ausführung an schon bestehende Einrichtungen anschließen.

2. Daß Kapillaren sich zu einem Kavernensystem umbilden, kommt im menschlichen Körper auch an anderen Stellen vor (Schwellkörper der Geschlechtsorgane), während es eine Erscheinung ohne Analogie sein würde, daß außerhalb der Blutbahn gelegene Räume zu Bestandteilen des Gefäßsystems verwandt würden.

3. In der Placenta uterina fehlen zwischen den Arterien und Venen die ursprünglich vorhandenen Kapillaren, während sie doch nachweisbar sein müßten, wenn sie sich nicht in die intervillösen Räume umgewandelt hätten.

4. Für die an zweiter Stelle angeführte Hypothese lassen sich endlich noch Angaben von LEOPOLD, und von SELENKA, von WALDEYER, von KEIBEL und MERTTENS verwerten. Wie LEOPOLD von der Entwicklung der Placenta im 2. Monat der Schwangerschaft berichtet, „schieben sich Zotten und Deciduagewebe gegenseitig ineinander, wie man die gespreizten Finger beider Hände ineinander fügen kann. Verfolgt man nun die Blutgefäße der Dec. basalis, so erkennt man auch hier das stark erweiterte Kapillarnetz der Oberfläche, auf welche das Ei bei seiner Einnistung zu liegen kommt. Die zahllosen Gefäße desselben aber wachsen offenbar mit den Sprossen der Decidua den Zotten immer mehr entgegen, werden gedehnter und weiter; andererseits nehmen die Zotten in ihrem Wachstum rapid zu, und so ist es begreiflich, daß die neuen Zottenzweige, deren Stämme durch die Köpfe in der Decidua sich gleichsam angesaugt haben, zunächst auf die mächtigen Kapillaren der Oberfläche treffen und gegen diese vordrängen und in sie einbrechen“.

5. In unserer Frage sind auch die Ergebnisse zu berücksichtigen, welche SELENKA über die Entwicklung des Mutterkuchens der Affen erhalten hat. Wie er in einem vorläufigen Bericht mitteilt, gelingt es „an Schnittserien durch Keimblasen der verschiedensten Entwicklungsstadien leicht festzustellen, daß das Chorionepithel sich stets fest und untrennbar an das Uterusepithel und das Drüsenepithel anlegt, um dauernd mit ihm verlötet zu bleiben. Weder durch Schrumpfung der Gewebe noch durch Zerrung sind Chorion- und Drüsenepithel voneinander zu teilen“. Wenn am Chorion sich die Zotten bilden, wachsen sie in die Mündungen der Uterindrüsen hinein, welche sich erweitern und seitliche Schläuche treiben, in welche die Zotten mit seitlichen Ausläufern nachrücken.

„Mit der Vergrößerung und Verästelung der Drüsenschläuche geht eine merkwürdige histologische Veränderung der Gebärmutter Hand in Hand: im Placentarbezirk schwindet das Bindegewebe zwischen den Uterindrüsen fast vollständig, und an dessen Stelle tritt eine mächtige Blutlakune, welche bei jungen Affenplacenten etwa das dreifache Volumen der Drüsenschläuche besitzt. Der Fundus der einzelnen Uterindrüsen bleibt stets durch Bindegewebsstränge mit der Basalplatte in

direktem Zusammenhange; zuweilen werden auch längere Drüsenäste auf diese Weise festgelegt, während die meisten Seitensprossen der Drüsen frei in der Blutlakune flottieren. Trotz der immer weiter schreitenden Vergrößerung der Zottenbäumchen während der folgenden Entwicklungsstadien bleibt dieses Verhalten bis zur Geburt wesentlich das gleiche, und niemals schwindet das die embryonalen Zotten umkleidende Drüsenepithel." „Die Lockerung und der fast vollständige Schwund des subepithelialen Bindegewebes, sowie die mächtige Ausdehnung einer die Drüsenschläuche umspielenden Blutlakune hat zur Folge, daß bei der geringsten Zerrung die Keimblase mitsamt dem Überzuge des Drüsenepithels sich vom übrigen Uteringewebe lostrennt! Affenkeimblasen von $^1/_2$ bis 5 cm Durchmesser sind immer aufs leichteste und fast ohne Widerstand abzuheben." „Solche losgelöste Affenkeimblasen gleichen nun, abgesehen von der Form der Placenta, vollständig den jüngeren Keimblasen des Menschen" usw. SELENKA schließt hieraus auf eine ähnliche Entstehungsweise der letzteren.

Mit der Streitfrage nach der Herkunft der intervillösen Räume steht in engem Zusammenhang die schon früher aufgeworfene Frage: welche Bedeutung und Entstehung haben die zwei im zelligen Überzug des Chorion beobachteten Schichten? Forscher, welche in den intervillösen Räumen einen Hohlraum erblicken, der von Anfang an zwischen Placenta foetalis und Placenta uterina infolge ihrer lockeren Aneinanderlagerung besteht und erst nachträglich mit Blut erfüllt wird, werden von vornherein geneigt sein, den gesamten zelligen Überzug der Zotten von dem fötalen Epithel herzuleiten. SEDGWICK MINOT, welcher diesen Standpunkt in seinem Lehrbuch vertritt, deutet daher die oberflächlichste, als Syncytium bezeichnete Schicht als ein Differenzierungsprodukt des darunter gelegenen Zottenepithels. Beide zusammen machen das Chorionektoderm aus, welches sich, ähnlich wie am Körper die Epidermis in Keim- und Hornschicht, hier gleichfalls in zwei Lagen gesondert hat.

Dagegen werden Forscher, welche in den intervillösen Räumen die außerordentlich ausgeweiteten Kapillaren der Gebärmutterschleimhaut erblicken, auf der Oberfläche der Zotten noch nach einer dünnen Scheide mütterlichen Gewebes oder wenigstens nach Resten von solchen suchen müssen. So haben sich denn auch früher ERCOLANI, ROMITI, TURNER, denen sich in seinem Lehrbuch BALFOUR angeschlossen hat, mehr oder minder bestimmt dahin ausgesprochen, daß wahrscheinlich die auf der bindegewebigen Achse der Zotten gelegene epitheliale Zellenschicht nicht das ursprüngliche Chorionepithel, welches sich frühzeitig rückgebildet habe, sondern ein Überzug sei, der von der Decidua placentalis abstammt.

Wieder einen anderen Standpunkt nehmen in neuester Zeit PETERS, TEACHER, BRYCE und SIEGENBEEK VAN HEUKELOM ein. Sie gehen davon aus, daß nach ihren Untersuchungen die jüngsten menschlichen Keimblasen, noch bevor sich Zotten gebildet haben, nach außen von einer dicken Trophoblastschale (s. S. 355) umgeben sind, und leiten diese von einer starken Wucherung der Ektodermzellen des Chorion ab. Sie sind ferner der Ansicht, daß das Uterusepithel in der Umgebung der Fruchtblase sehr rasch zerstört wird, daß bei der Entwicklung der Trophoblastschale in ihr Lücken entstanden sind, in welche sich Blutgefäße des angrenzenden mütterlichen Bindegewebes eröffnen und so

Blutlakunen erzeugen, deren Wand aus kindlichen, in ein Syncytium umgewandelten Ektodermzellen entstehen.

Aber auch in bezug auf diesen Punkt sind nicht wenige Forscher der Ansicht, daß die zwei Schichten des Zottenüberzuges eine verschiedene Abstammung haben. Nur das dem Bindegewebe des Chorion und seiner Zotten aufliegende, in Zellen deutlich gesonderte Epithellager ist kindlichen Ursprungs und allein das Chorionektoderm. Das als zweite Schicht fest darauf gelagerte Syncytium dagegen stammt von der Schleimhaut der Gebärmutter ab. Es ist das Epithel derselben, welches sich unter dem Einfluß der ihr dicht anliegenden und mit ihr verklebenden Oberfläche des Chorion in eigenartiger Weise umgewandelt hat.

Bei der Schwierigkeit der Beschaffung eines lückenlosen Untersuchungsmaterials und seiner Bearbeitung muß wohl zurzeit die Streitfrage über die Entstehung sowohl der intervillösen Räume als des Zottensyncytiums als eine noch nicht definitiv gelöste bezeichnet werden. Das ist auch das Schlußergebnis, zu welchem in seinem mehrfach erwähnten Aufsatz H. STRAHL gekommen ist. „Es bleibt die Beurteilung", bemerkt er, „dem subjektiven Ermessen mehr als wünschenswert anheimgestellt. An dieser Tatsache ändern auch die noch in jüngster Zeit veröffentlichten anderweiten Arbeiten nichts, wenn auch die Autoren ihre Meinung mit noch so großer Sicherheit vortragen." „Ich selbst habe bei früherer Gelegenheit erklärt, daß ich aus vergleichend-anatomischen Rücksichten im allgemeinen auf dem von LANGHANS entwickelten Standpunkt stehe. Es ist gewiß, daß auch dieser noch Stützen brauchen kann, aber von den neueren Arbeiten ist für mich keine so überzeugend gewesen, daß ich mich durch das Gewicht ihrer Gründe veranlaßt fühle, denselben zu verlassen; die neuen Mitteilungen von SELENKA über die erste Anlage der Affenplacenten veranlassen mich, soweit man die Verhältnisse ohne Kenntnis der Präparate beurteilen kann, eher vorläufig bei dem Alten zu bleiben als es aufzugeben." „Daß auch die Bilder von SELENKA noch eine andere Deutung finden können, weiß ich wohl. Das würde aber nur beweisen, was ich ebenfalls nicht in Abrede stelle, daß zur letzten Entscheidung eben noch weitere Beobachtungen nötig sind."

Dieselbe Kontroverse über die Herkunft des Zottensyncytiums wie beim Menschen besteht zurzeit übrigens auch noch bei manchen Säugetieren und wird an diesen der Untersuchung besser zugänglichen Objekten wohl auch am ehesten zu einer sicheren Entscheidung geführt werden.

BONNET faßt in seinem 1907 erschienenen Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte seine Ansicht dahin zusammen: „Die Art der Bildung der intervillösen Räume unterliegt noch einer lebhaften Kontroverse. Nach meiner Erfahrung entstehen sie durch Zerreißung und durch die Eröffnung strotzend gefüllter Kapillaren und Uteroplacentargefäße unter der histologischen Wirkung der Deckschicht des Trophoblasts (Zottensyncytiums). Durch die an Zahl und Größe zunehmenden Chorionzotten werden immer mehr Decidualgewebe eingeschmolzen und damit die intervillösen Räume immer geräumiger. Ich betrachte somit die intervillösen Räume als im Decidualgewebe entstehende und schließlich miteinander kommunizierende Bluträume, in welche die Arterien ihr Blut direkt, ohne zwischenliegende Kapillaren, ergießen, und aus denen das Blut direkt in die Venenanfänge eintritt."

IV. Die Nabelschnur.

[illegible]

[illegible]

[illegible]

Der Mensch unterscheidet sich von fast allen übrigen Säugetieren durch den Besitz einer langen, dünnen Nabelschnur. Ihre Entstehung wird bei ihm durch die mächtige Ausdehnung des Amnionsackes hervorgerufen. Während der Sack anfangs dem embryonalen Körper dicht aufliegt, hat er sich später so ausgedehnt (vgl. Fig. [illegible] mit Fig. [illegible]), daß er die ganze Höhle der Eiblase ausfüllt und sich überall der Innenfläche des Chorion fest anschmiegt. Hierdurch werden mehr und mehr die übrigen Gebilde, welche aus dem Hautnabel des Embryos in die außerembryonale Leibeshöhle treten und sich zum Chorion begeben, wie der Dottersack mit seinen Gefäßen, der dünne Allantoiskanal mit seiner Bindegewebshülle und den Nabelgefäßen, vom Amnion umwachsen und schließlich zu einem dünnen Strang zusammengedrängt.

Anfangs ist die Nabelschnur kurz, indem sie in gerader Richtung den Bauchnabel des Embryos mit den Eihüllen verbindet; später verlängert sie sich in hohem Grade und legt sich dabei in dem Fruchtwasser in Windungen.

Ihr Bau wechselt zu den verschiedenen Zeiten der Schwangerschaft entsprechend den Veränderungen, welche der Dottersack und die Allantois mit ihren Gefäßen erleiden.

Eine genauere Beschreibung ihres feineren Baues will ich nur vom Ende der Schwangerschaft geben und hierbei folgende Teile näher in das Auge fassen: 1. die WHARTONsche Sulze, 2. die Nabelgefäße, 3. die Reste der Allantois, des Dottergangs, der Vasa omphalomesenterica, 4. die Amnionscheide.

1. Die WHARTONsche Sulze bildet die gemeinsame Grundmasse, in welcher die übrigen Teile eingebettet sind. Sie stellt ein Gallert- oder Schleimgewebe dar. In einer weichen, gallertartigen Substanz verlaufen Züge von Bindegewebsfibrillen und elastischen Fasern, die, je jünger die Nabelschnur ist, um so spärlicher entwickelt sind. Sie sind untereinander zu einem Netzwerk verbunden, dessen Maschen an einzelnen Stellen enger als an anderen sind. Die Zellen des gallertartigen Bindegewebes sind teils spindelige, teils sternförmige Elemente, letztere mit weithin verzweigten Ausläufern.

2. Die Nabelgefäße bestehen aus zwei starken Arterien (Art. umbilicales), welche das Blut vom Embryo in den Mutterkuchen führen, und aus einer weiten Vena umbilicalis, in welcher das Blut wieder zum Embryo, nachdem es den Placentarkreislauf durchgemacht hat, zurückfließt. Die beiden Arterien sind in Spiraltouren, wie die Nabelschnur selbst, aufgewunden und untereinander durch eine Queranastomose nahe an ihrem Eintritt in den Mutterkuchen verbunden. Sie sind sehr kontraktil und zeigen eine dicke, aus Quer- und Längsfasern zusammengesetzte Muskelhaut (Tunica muscularis).

3. Der Allantoiskanal und der Dottergang, welche in den ersten Monaten der Schwangerschaft wesentliche Bestandteile der Nabelschnur sind, bilden sich später zurück und sind am Ende des embryonalen Lebens nur noch in unbedeutenden Resten vorhanden, wie von KÖLLIKER, AHLFELD und RUGE gezeigt worden ist. Die Kanäle verlieren ihr Lumen; es entstehen in der WHARTONschen Sulze solide Stränge von Epithelzellen; schließlich schwinden dieselben auch noch zum Teil, so daß nur hier und da sich Züge und Nester von Epithelzellen erhalten haben. Die Dottergefäße (Vasa omphalomesenterica), welche am Anfang der Entwicklung eine Rolle spielen, werden bald unansehnlich und treten hinter den mehr und mehr sich vergrößernden Nabelgefäßen zurück. In der reifen Nabelschnur sind sie sehr selten nachzuweisen (AHLFELD); gewöhnlich sind sie vollständig rückgebildet.

4. Am Anfang der Entwicklung bildet das Amnion um den Allantoiskanal und den Dottergang eine Scheide, die sich abtrennen läßt. Später ist die Scheide mit der WHARTONschen Sulze fest verschmolzen, die Ansatzstelle am Nabel ausgenommen, an welcher sie sich eine kurze Strecke weit als besonderes Häutchen abziehen läßt.

Verhalten der Eihäute während und nach der Geburt.

Zum Schluß der Besprechung der Eihäute mögen schließlich noch einige Bemerkungen über ihr weiteres Schicksal bei der Geburt einen Platz finden.

Am Ende der Schwangerschaft, mit Beginn der Wehen, erhalten die Eihüllen, welche um den Embryo eine mit Fruchtwasser gefüllte Blase herstellen, einen Riß, sowie die Zusammenziehungen der Muskulatur der Gebärmutter eine gewisse Stärke erreicht haben. Der Riß entsteht gewöhnlich an der Stelle, wo die Blasenwand durch den Muttermund nach außen hervorgepreßt wird (Blasensprung). Infolgedessen fließt jetzt das Fruchtwasser ab.

Unter weiterem und verstärktem Fortgang der Wehen wird hierauf das Kind durch den Riß der Eihüllen hindurch aus der Gebärmutter ausgetrieben, es wird geboren, während Mutterkuchen und Eihüllen

meist noch kurze Zeit in der Uterushöhle zurückbleiben. Gleich nach der Geburt muß die Verbindung zwischen Kind und Eihüllen künstlich getrennt werden, indem die Nabelschnur in einiger Entfernung vom Nabel unterbunden und abgeschnitten wird.

Schließlich lösen sich auch noch die Eihüllen mit der Placenta von der Innenfläche der Gebärmutter ab und werden durch erneute Wehen als Nachgeburt nach außen entleert. Die Ablösung findet in der spongiösen Schicht der Decidua vera und Decidua basalis statt, etwa in der Gegend, welche in dem von LEOPOLD gegebenen Schema (Fig. 379 *Tr*) als Trennungslinie bezeichnet ist. Die Nachgeburt setzt sich sowohl aus den kindlichen als auch aus den mütterlichen Eihäuten zusammen, die untereinander ziemlich fest verwachsen sind: 1. aus dem Amnion, 2. dem Chorion, 3. der Decidua capsularis, 4. der Decidua vera, 5. dem Mutterkuchen (Placenta uterina und Placenta foetalis). Trotz der Verwachsung ist eine teilweise Loslösung der einzelnen Häute voneinander noch möglich.

Nach der Geburt stellt die Innenfläche der Gebärmutter eine einzige große Wundfläche dar, da zahlreiche Blutgefäße bei der Ablösung der Placenta und der Deciduae zerrissen worden sind. Auch in den ersten Tagen des Wochenbettes stoßen sich noch von ihr Fetzen der bei der Geburt zurückgebliebenen, spongiösen Schicht der Decidua vera und Decidua basalis ab. Nur die tiefste Lage der Schleimhaut erhält sich unmittelbar auf der Muskulatur der Gebärmutter. Sie besitzt noch Reste des zylindrischen Epithels der Uterindrüsen, wie schon früher hervorgehoben wurde. Im Laufe mehrerer Wochen wandelt sie sich unter lebhaften Wucherungsprozessen in eine normale Schleimhaut wieder um, wobei wahrscheinlich das Epithel ihrer Oberfläche aus den erhalten gebliebenen Resten des Drüsenepithels seinen Ursprung nimmt.

Seltenere Befunde in der Entwicklung der menschlichen Eihüllen.

1. Gleichzeitige Entwicklung von mehr als einem Ei.

Während bei den meisten Säugetieren gewöhnlich mehrere Eier in einer Brunstperiode aus den beiden Eierstöcken durch Bersten von reifen Follikeln entleert und befruchtet werden und sich im Uterus gleichzeitig nebeneinander zu Embryonen entwickeln, ist beim Menschen die einfache Schwangerschaft die Regel. Immerhin gehören Zwillingsgeburten nicht zu den Seltenheiten. Hat man doch nach statistischen Ermittelungen feststellen können, daß auf 80 einfache schon eine Zwillingsschwangerschaft fällt. Viel seltener kommen Drillinge vor (etwa 1 auf 7000); zu den allergrößten Seltenheiten aber gehören Vierlinge und Fünflinge, von denen ein paar Fälle in der medizinischen Literatur berichtet werden.

Von besonderem wissenschaftlichem Interesse sind die Zwillingsbildungen beim Menschen, so daß eine kurze Besprechung derselben in einem größeren Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte wohl am Platz ist.

Man unterscheidet nämlich zwei genetisch verschiedene Arten von menschlichen Zwillingen, die zweieiigen und die eineiigen. Die ersteren kommen viel häufiger vor. Denn unter 100 Zwillingen sind etwa 85 zweieiige und nur 15 eineiige.

Zweieiige Zwillinge (Fig. 381) entstehen, wie schon der Name verrät, aus zwei selbständigen Eiern, die befruchtet werden und sich gleichzeitig oder nur kurze Zeit nacheinander in der Gebärmutterhöhle einbetten. Da sich beide unabhängig voneinander teilen und sich zur

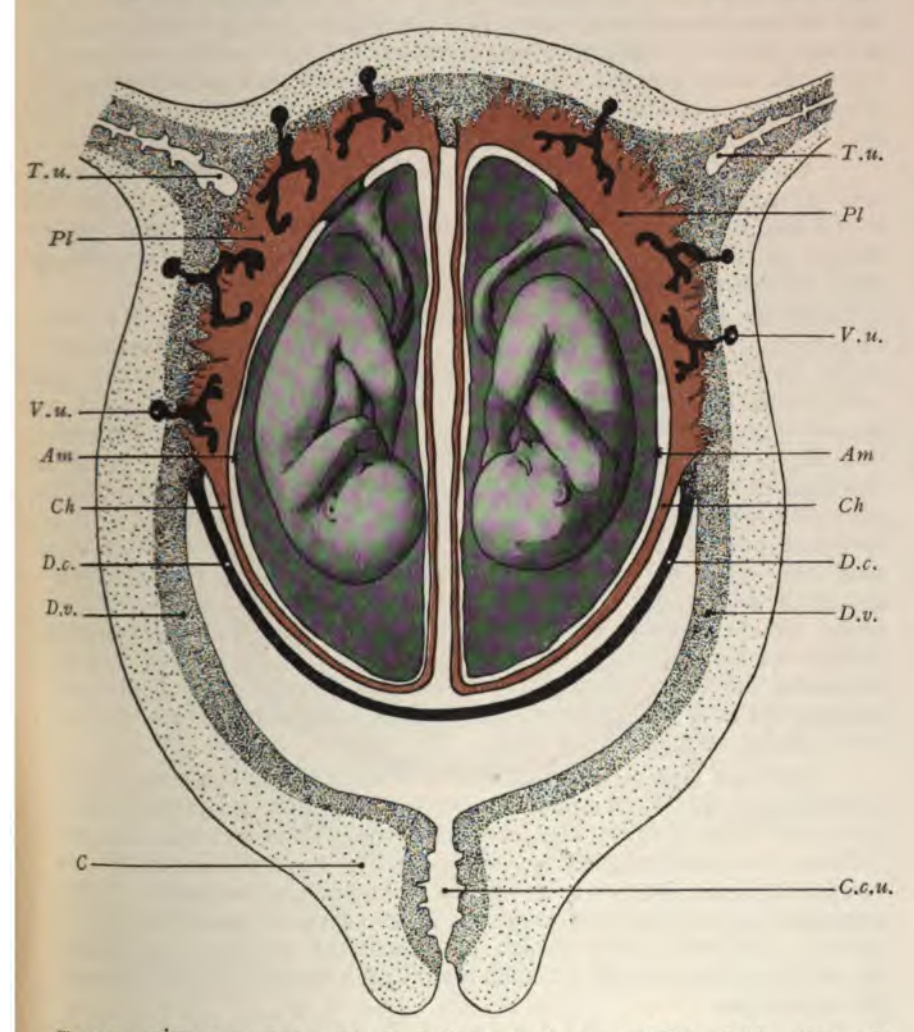


Fig. 381. **Halbschematischer Durchschnitt durch eine menschliche Gebärmutter mit zweieiigen Zwillingen** nach BUMM-KOLLMANN. Da die beiden Eier sich dicht beieinander implantiert haben, sind sie von einer gemeinsamen Decidua capsularis (*D.c.*) umgeben. Die beiden Placenten (*Pl*) sind nur durch einen kleinen Zwischenraum getrennt. Es sind zwei Amnien (*Am*), zwei Chorien (*Ch*) vorhanden. Weitere Bezeichnungen: *T.u.* Tuba uterina; *V.u.* Vena uterina; *D.v.* Decidua vera; *C* Cervix; *C.c.u.* Canalis cervicis uteri.

Morula, zur Keimblase usw. weiter entwickeln, da sie ferner auch jedes für sich ein Einest in der Decidua bilden, so entstehen in der gemeinsamen Gebärmutterhöhle nebeneinander zwei Embryonen, die auch durch ihre Eihüllen ganz voneinander getrennt sind. Jeder Zwilling

ist von seinem eigenen Amnion und Chorion, gewöhnlich auch von seiner besonderen Decidua capsularis eingeschlossen und wird von seiner Placenta ernährt. Nur in den Fällen, daß beide Eier am Fundus uteri sich dicht nebeneinander festgesetzt haben, können sie von einer gemeinsamen Decidua capsularis (Fig. 381 *Dc*) eingehüllt werden, auch ihre beiden Placenten können (*Pl*), obwohl sie sich getrennt angelegt haben, bei ihrer späteren Vergrößerung entweder dicht aneinander legen oder auch mit den sich berührenden Rändern verschmelzen. Ein solcher Fall benachbarter Implantation bei Zwillingsschwangerschaft ist in Fig. 381 halbschematisch dargestellt.

Wie die Zwillinge, die man als eineiige bezeichnet, in Wirklichkeit zustande kommen, ist noch unbekannt und wird schwerlich durch Beobachtung bald festgestellt werden können, da kaum zu erwarten ist, daß die entscheidenden Entwicklungsstadien in die Hände eines erfahrenen Beobachters fallen werden.

Wenn man trotzdem gegenwärtig annimmt, daß die Zwillingsembryonen von einem einzigen, einfach befruchteten Ei abstammen, so ist die Berechtigung dieser Vorstellung auf Grund von Experimenten und Beobachtungen, die an Vertretern verschiedener Tierklassen gemacht worden sind, ohne Frage gegeben. Denn einmal hat man gefunden, daß die beiden ersten Teilhälften des sich furchenden Eies, wenn ihr Zusammenhang in irgendeiner Weise gelockert wird, sich zu selbständigen, normalen Embryonen entwickeln können, wie schon auf S. 147 besprochen und an Beispielen erläutert worden ist. Außer dieser einen liegt aber auch noch eine zweite, auf mehr zufälligen Beobachtungen gestützte Möglichkeit vor. Es können nämlich bei niederen Wirbeltieren an einer einfachen Keimblase sich an zwei auseinander gelegenen Stellen zwei Gastrulaeinstülpungen bilden, oder es können bei den Amnioten auf einer Keimhaut (Blastoderm) zwei getrennte Embryonalanlagen mit zwei Primitivstreifen entstehen, was ja auch als eine doppelte Gastrulation zu bezeichnen wäre.

Auch auf diesem Wege kann eine Scheidung der von einem einfach befruchteten Ei abstammenden Embryonalzellen zu zwei Anlagen noch auf weiter vorgerückten Stadien herbeigeführt werden. Die Möglichkeit einer nachträglichen Sonderung der Embryonalzellen in zwei Gruppen, deren jede sich zu einem vollständigen normalen Embryo entwickelt, ist also in verschiedener Weise gegeben und auf Grund von sicheren Beobachtungen nicht zu bezweifeln; welcher Fall dagegen für den Menschen zutrifft, ist auch nicht durch theoretische Erörterungen zu entscheiden.

Die Diagnose der eineiigen Zwillinge (Fig. 382) wird im Vergleich zu den zweieiigen auf drei Merkmale begründet. Das eine Merkmal betrifft die Eihüllen. Es sind nämlich die beiden Embryonen (Fig. 382) nicht nur von einer einfachen Decidua capsularis (*D.c*), sondern auch von einem gemeinsamen Chorion (*Ch*) umgeben; ebenso ist nur eine Placenta vorhanden, an welche sich die zwei Nabelschnüre anheften. Dagegen ist jeder Embryo in sein eigenes Amnion eingehüllt. Noch wichtiger ist das zweite Merkmal. Während nämlich die zweieiigen Zwillinge ebenso große Unterschiede, wie zu verschiedenen Zeiten geborene Kinder desselben Elternpaares darbieten, sind die eineiigen oft in geringfügigen Merkmalen zum Verwechseln einander ähnlich, wie wohl jedem aus eigener Erfahrung bekannt sein wird; in dieser Hinsicht sind sie

von Dichtern und Schriftstellern schon oft zum Gegenstand von Darstellungen und zum Mittelpunkt verwickelter Situationen, z. B. von Shakespeare in seiner Komödie der Irrungen gemacht worden. Die Übereinstimmung erstreckt sich meist sogar auf so unbedeutende Merkmale, wie die Gleichheit der Fingerabdrücke. Hiermit hängt auch das dritte Merkmal zusammen, daß die eineiigen Zwillinge stets von demselben Geschlecht sind, während im anderen Falle der eine Zwilling männlich, der andere weiblich sein kann.

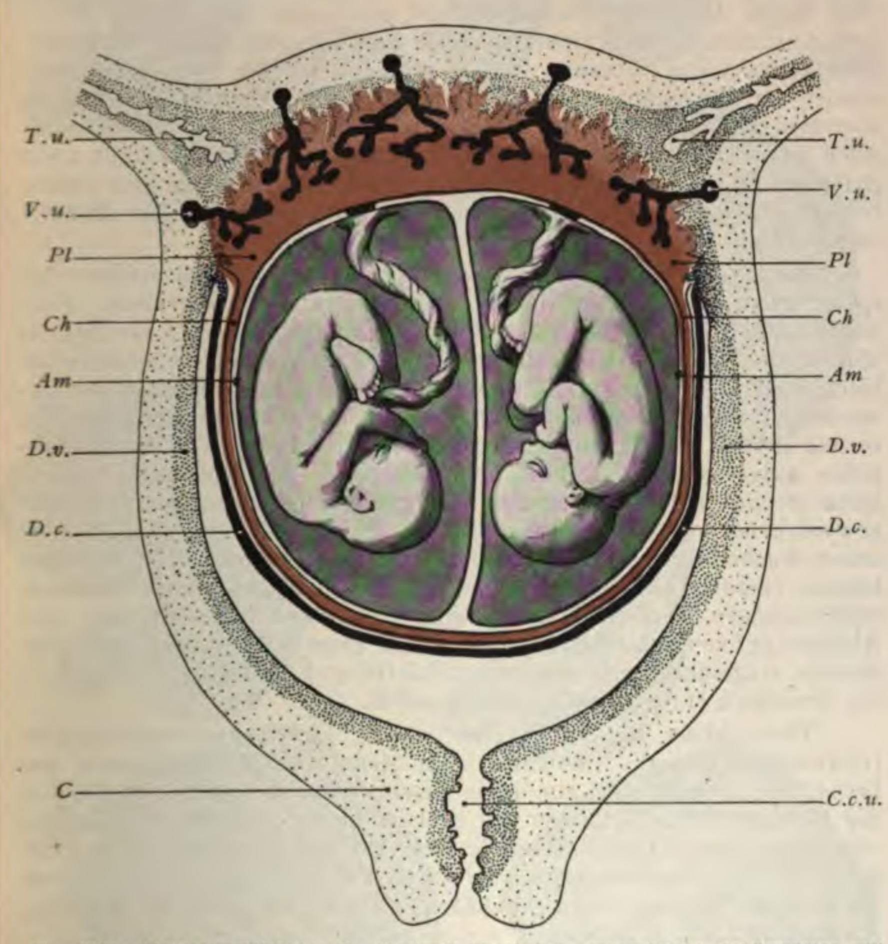


Fig. 382. **Halbschematischer Durchschnitt durch eine menschliche Gebärmutter mit eineiigen Zwillingen** nach BUMM-KOLLMANN. Der Ursprung der Zwillinge aus einem Ei bedingt gemeinsame Decidua capsularis (*D.c.*), gemeinsames Chorion (*Ch*) und gemeinsame Placenta (*Pl*). Die Amnien (*Am*) sind aber doppelt. Weitere Bezeichnungen sind dieselben wie in Fig. 381.

Bei der Hypothese, daß die eineiigen Zwillinge von ein und demselben Ei abstammen, erklärt sich ihre überraschende Ähnlichkeit aus der denkbar größten Gleichheit ihrer erblichen Beanlagung; wird doch ihre Entwicklung von ein und demselben Idioplasma beherrscht. Dagegen bestehen zwischen verschiedenen Eiern und Samenfäden stets

mehr oder minder erhebliche Grade individueller Unterschiede, wie sie zwischen den Kindern ein und desselben Elternpaares gewöhnlich vorliegen.

2. Eileiter- und Eierstocksschwangerschaft.

Einige pathologische Vorkommnisse verdienen noch eine kurze Erwähnung. Wie zuweilen beobachtet wird, gelangen die befruchteten Eier gar nicht bis in die Gebärmutterhöhle hinein. Infolge irgendeiner Störung im Fortbewegungsmechanismus der Tube werden sie an irgendeiner Stelle derselben festgehalten und gezwungen, sich am unrechten Orte einzubetten. Es kommt zu einer Eileiter- oder Tubenschwangerschaft (Graviditas tubaria). Dann wandelt sich der betreffende Abschnitt der Schleimhaut des Eileiters zu einer Decidua um, erreicht aber hier niemals die gleiche Mächtigkeit wie in der Gebärmutterhöhle. Auch eine Placenta wird gebildet. Die Tubenmuskulatur beginnt zwar gleichfalls zu hypertrophieren; da sie aber von Anfang an nur eine dünne Schicht ist, kann sie nicht einen dem Uterus entsprechend dicken Muskelsack liefern.

Wegen der abnormen Lage gehen die meisten Eiblasen früher oder später schon in der ersten Hälfte der Schwangerschaft zugrunde. Entweder werden sie früh durch das Ostium abdominale tubae in die Bauchhöhle ausgestoßen, wo sie absterben und wenn sie noch klein sind, resorbiert werden; oder es platzt, wenn die Fruchtblase schon größer geworden ist, der dünne Muskelsack der Tube mit den anliegenden Eihüllen, so daß der mehr oder minder weit entwickelte Embryo in die Bauchhöhle ausgestoßen wird und hier abstirbt. Auf jüngeren Stadien kann er noch resorbiert werden; später dagegen, wo er schon größer geworden ist und Skelettstücke zu entwickeln begonnen hat, wird er durch Wucherung des umgebenden Bindegewebes abgekapselt; er selbst beginnt einzutrocknen, indem ihm von der Umgebung flüssige Bestandteile entzogen werden (Mumifikation). Gewöhnlich gesellt sich eine Ablagerung von Kalksalzen hinzu. Auf diese Weise wird der veränderte eingeschrumpfte oder mumifizierte und verkalkte Embryo in ein Steinkind (Lithopädium) umgewandelt.

Viel seltener als die Eileiter- ist die Eierstocksschwangerschaft (Graviditas ovarica). Sie kann beim Menschen eintreten, wenn aus besonderen unbekannten, abnormen Ursachen das Ei gleich beim Bersten des Follikels befruchtet, aber am Eintritt in die Ampulle des Eileiters verhindert wird. Dann bettet es sich auf der Oberfläche des Eierstocks in der Umgebung des geplatzten Follikels ein. Seine weitere Entwicklung nimmt einen ähnlichen Verlauf wie bei der Eileiterschwangerschaft.

Zusammenstellung einer Reihe menschlicher Embryonen von verschiedenem Alter.

Nachdem wir auf S. 351—368 bei Besprechung der jüngsten menschlichen Eiblasen auch schon die Stadien des Embryonalschildes mit Primitivrinne (Fig. 358), der Medullarplatte mit Canalis neurentericus (Fig. 359), der Nervenrinne (Fig. 361) des geschlossenen Nervenrohrs und die Ausbildung von Kopf- und Schwanzhöcker (Fig. 362—364) kennen gelernt haben, gebe ich zum Schluß des allgemeinen Haupt-

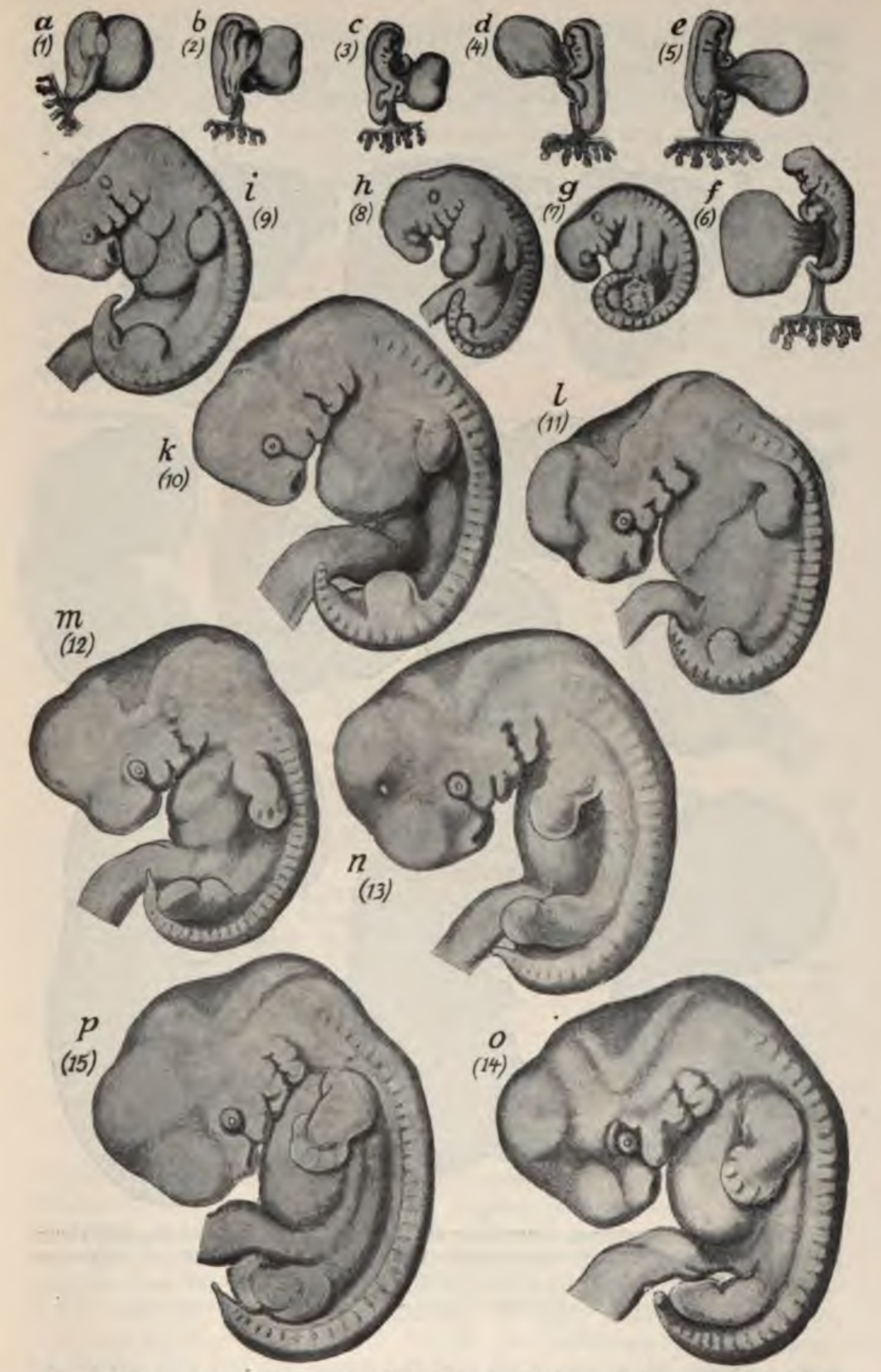


Fig. 383. **Zusammenstellung einer Serie jüngerer Stadien von 15 menschlichen Embryonen der Hisschen Normentafel nach Keibel,** aus HERTWIGS Handb. d. vergl. u. exper. Entwicklungslehre. Vergr. 5:1.

teils des Lehrbuchs noch eine Zusammenstellung menschlicher Embryonen verschiedenen Alters auf weiter vorgerückten Stadien. Sie soll uns dazu dienen, einen Einblick in die allmähliche Entwicklung der

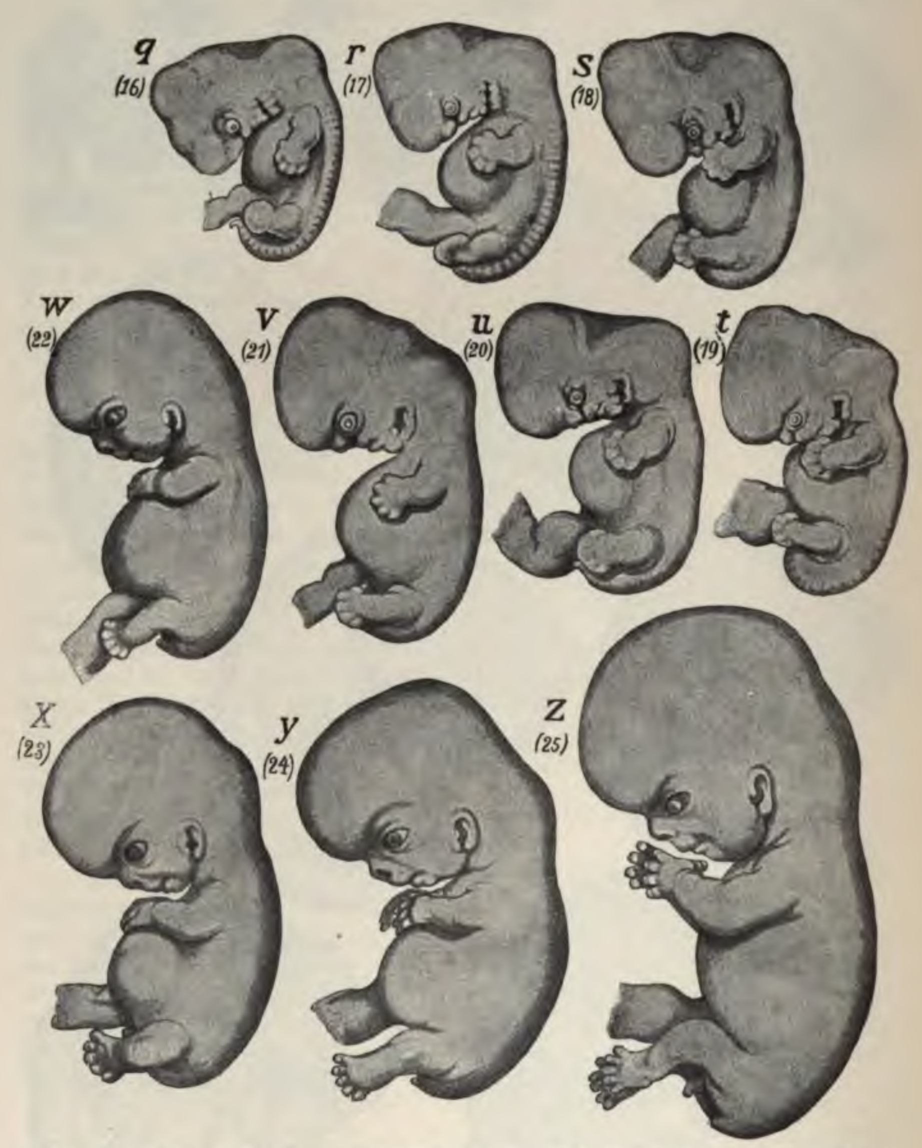


Fig. 384. **Zusammenstellung einer Serie der sich an Fig. 383 anschließenden, etwas älteren menschlichen Embryonen der Hisschen Normentafel nach Keibel,** aus Hertwigs Handb. d. vergl. u. exper. Entwicklungslehre. Vergr. 2,5:1.
Die Hisschen Zahlenbezeichnungen sind in Klammern beigefügt.

äußeren Körperformen des Menschen zu gewinnen und zugleich die Merkmale kennen zu lernen, aus deren Beachtung man das Alter der Embryonen annähernd bestimmen kann.

Die erste grundlegende Sammlung und Bearbeitung zahlreicher menschlicher Embryonen aus den ersten Wochen und Monaten ihrer Entwicklung hat W. His in seinen bekannten Normentafeln veröffentlicht. Ich benutze die Zusammenstellung derselben, wie sie Keibel zuerst in Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, später in seiner Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Menschen (1908) und zuletzt in seinem Handbuch (1910, Bd. I) gegeben hat. Die ersten 15 Embryonen (Fig. 383 *a—p*) sind auf das 5fache, die 10 älteren Embryonen (Fig. 384 *q—z*) nur auf das 2½fache vergrößert. Als Erklärung füge ich ebenfalls nach Keibel eine tabellarische Übersicht hinzu, aus der man ersehen kann, wie die Embryonen von His bezeichnet wurden, wie groß sie waren und wie hoch ihr Alter von His geschätzt wurde:

		Millimeter	Alter
Fig. *a (1)*	Embryo E (VII)	L 2,1	12—15 Tage gerechnet
„ *b (2)*	„ SR (VI)	„ 2,2	desgl.
„ *c (3)*	„ Lg (LXVIII)	„ 2,15	desgl.
„ *d (4)*	„ Sch (LXVI)	„ 2,2	desgl.
„ *e (5)*	„ M (IV)	„ 2,6	18—21 Tage
„ *f (6)*	„ Lr (LXVII)	„ 4,2	desgl.
„ *g (7)*	„ a (III)	Nl 4	23 Tage
„ *h (8)*	„ R (LVII)	„ 5,5	24—25 Tage
„ *i (9)*	„ A (II)	„ 7,5	27—30 Tage
„ *k (10)*	„ Pr	„ 10	desgl.
„ *l (11)*	Berl. anat. Sammlung	„ 9,1	desgl.
„ *m (12)*	Rugesche „	„ 9,1	desgl.
„ *n (13)*	Embryo M (X)	„ 10,5	31—34 Tage
„ *o (14)*	„ Br (XXIX)	„ 11	desgl.
„ *p (15)*	„ Rg (LXXIV)	„ 11,5	desgl.
„ *q (16)*	„ S_1 (XXXV)	„ 12,5	desgl.
„ *r (17)*	„ CII	„ 13,7	desgl.
„ *s (18)*	„ Sch_2 (XLVI)	L 13,8	etwa 35 Tage geschätzt
„ *t (19)*	Rugesche Sammlung	„ 13,6	desgl.
„ *u (20)*	Embryo Dr (XXXIV)	„ 14,5	etwa 37—38 Tage geschätzt
„ *v (21)*	„ S_2 (XXXVI)	„ 15,5	etwa 39—40 Tage geschätzt
„ *w (22)*	„ XCI	„ 16	etwa 42—45 Tage geschätzt
„ *x (23)*	„ Ltz	„ 17,5	Alter 47—51 Tage berechnet
„ *y (24)*	„ Zw	„ 18,5	etwa 52—54 Tage geschätzt
„ *z (25)*	„ Wt (LXXVII)	„ 23	auf 2 Monate veranschlagt

Wie ein Blick auf die beiden Tafeln (Fig. 383 u. 384) lehrt, krümmen sich die menschlichen Embryonen, wenn sie mit der weiteren Sonderung und Ausgestaltung ihrer Organe größer werden, frühzeitig zu einem Halbbogen innerhalb ihres Amnion zusammen; ihr Kopf- und ihr Schwanzende neigen sich über die Bauchfläche und sind einander fast bis zur Berührung genähert (Fig. 383 *i—o*). In seinem Wachstum eilt der Kopf, namentlich in den ersten Monaten der Schwangerschaft, dem übrigen Körper in auffälliger Weise voraus. Es beruht dies auf der übermächtigen Entwicklung des Gehirns, das eine Zeitlang alle anderen Organe in seiner Größenzunahme bei menschlichen Embryonen weit überflügelt (Fig. 383, 384).

Ein gutes Merkmal für die Altersbestimmung der menschlichen Embryonen gibt die Anlage der Extremitäten, ihre allmählich erfolgende Gliederung in die einzelnen Abschnitte, die Sonderung der Finger und Zehen an der Hand- und Fußplatte (Fig. 369, 383 *i—o*, 384 *q—z*), ferner die Ausbildung von Auge, Nase und Ohr, soweit sie sich schon bei äußerer Besichtigung bemerkbar macht (Fig. 384 *q—z*). Da uns aber diese Verhältnisse erst im zweiten Hauptteil des Lehrbuchs, das über die Organentwicklung handelt, beschäftigen werden, sei an dieser Stelle auf die genaueren Angaben in den betreffenden Kapiteln verwiesen.

ZWEITER HAUPTTEIL.



Im ersten Teil des Lehrbuches, welcher über die grundlegenden Anfangsprozesse der Entwicklung handelte, wurde gezeigt, wie aus den embryonalen Zellen, den Abkömmlingen des Furchungsprozesses, mehrere Zellenschichten, das äußere, das mittlere und das innere Keimblatt und das in alle Lücken zwischen ihnen sich hineinschiebende Mesenchym gebildet werden. Im weiteren Fortgang der Entwicklung geht jede dieser Hauptschichten, welche CARL ERNST V. BAER die Fundamentalorgane des tierischen Körpers genannt hat, eine Reihe mannigfaltiger Veränderungen ein und wandelt sich infolge derselben allmählich in die einzelnen Organe des fertigen Körpers um.

Das Studium der Organentwicklung bildet das Thema für den zweiten Teil des Lehrbuches.

Eine Einteilung des hier vorzutragenden, umfangreichen Materials wird am besten vorgenommen im Hinblick auf die einzelnen Keimblätter, von denen sich die verschiedenen Organe ableiten lassen, wie es schon von REMAK in seinem bahnbrechenden Werk „Untersuchung über die Entwicklung der Wirbeltiere" versucht worden ist.

Hierbei muß aber von vornherein darauf aufmerksam gemacht werden, daß das Einteilungsprinzip der Organe nach den Keimblättern nur mit einer gewissen Einschränkung durchführbar ist. Denn die fertigen Organe des Erwachsenen sind gewöhnlich zusammengesetzte Bildungen, die sich aus zwei oder sogar aus drei embryonalen Schichten aufbauen. So entwickelt sich z. B. der Muskel aus Zellen des mittleren Keimblattes und des Mesenchyms. Die Zähne entstehen aus letzterem und dem äußeren Keimblatt; der Darmkanal mit seinen Drüsen enthält Elemente aus drei Schichten, aus dem inneren und dem mittleren Keimblatt, sowie aus dem Mesenchym. Wenn man trotzdem diese Organe als Abkömmlinge eines Keimblattes aufführt, so geschieht es aus dem Grunde, weil die verschiedenen Gewebe für den Aufbau und die Funktion eines Organes von ungleicher Bedeutung sind, und weil die wichtigsten Bestandteile vorzugsweise von einem Keimblatt geliefert werden. So wird die Struktur und die Funktion der Leber oder des Pankreas in erster Linie von den Drüsenzellen bestimmt, welche vom inneren Keimblatt abstammen, während Bindegewebe, Blutgefäße, Nerven, seröser Überzug zwar auch zum Ganzen der genannten Drüse hinzugehören, aber von minderer Bedeutung sind, weil auf ihnen nicht die charakteristischen Eigenschaften der Leber oder des Pankreas beruhen. In der Anatomie und Physiologie des Muskels ist das Muskelgewebe, bei den Sinnesorganen das Sinnesepithel das Bedeutungsvollere.

Von derartigen Gesichtspunkten geleitet, hat man ein gutes die Drüsen des Darmes als Organe des inneren Keimblattes, die M Geschlechts- und Harnorgane als dem mittleren Keimblatt an und das Nervensystem mit den Sinnesorganen als Produkte des ä Keimblattes zu bezeichnen.

Somit gliedert sich die Lehre von der Entwicklungsgeschic Organe des tierischen Körpers in vier Hauptabschnitte:

1. in die Lehre von den Bildungsprodukten des inneren Keiml
2. des mittleren Keimblattes,
3. des äußeren Keimblattes,
4. des Zwischenblattes oder Mesenchyms.

—

FÜNFZEHNTES KAPITEL.

Die Organe des inneren Keimblattes.

Das Darmrohr mit seinen Anhangsorganen.

Nach Abschluß der Keimblattbildung und der im zehnten Kapitel dargestellten ersten Gliederungsprozesse besteht der Körper der Wirbeltiere aus zwei einfachen, ineinander gesteckten Röhren: aus dem inneren kleineren Darmrohr und aus dem durch die Leibeshöhle von ihm getrennten Rumpfrohr. Ein jedes von ihnen wird wieder aus mehreren der primitiven Zellschichten des Keimes gebildet.

Das Darmrohr, dessen weitere Entwicklung uns zunächst beschäftigen wird, setzt sich aus zwei Epithelblättern zusammen, aus dem Darmdrüsenblatt und dem die epitheliale Auskleidung der Leibeshöhle liefernden viszeralen Mittelblatt, beide voneinander geschieden durch das um diese Zeit noch wenig entwickelte Mesenchym. Von den drei Schichten ist ohne Frage das Darmdrüsenblatt die wichtigste, da von ihm die weiteren Sonderungsprozesse in erster Linie ausgehen, und da von der Tätigkeit seiner Zellen die physiologischen Leistungen des Darmkanales bestimmt werden.

Die Veränderungen, die im weiteren Verlauf der Entwicklung eintreten, lassen sich am besten in drei Gruppen sondern. Erstens tritt das Darmrohr mit der Körperoberfläche durch eine größere Anzahl von Öffnungen, durch Schlundspalten, durch Mund und After, in Verbindung. Zweitens wächst es außerordentlich in die Länge und sondert sich hierbei in Speiseröhre, Magen, Dünn- und Dickdarm mit ihren eigentümlich umgeänderten Aufhängebändern (Mesenterien und Netzen). Drittens nehmen aus und in den Wandungen des Darmrohres zahlreiche, meist zu dem Verdauungsgeschäft in Beziehung stehende Organe ihren Ursprung.

I. Die Bildung der Öffnungen des Darmkanals.

A. Die Entwicklung des Afters und des Schwanzes.

Am Anfang der Entwicklung öffnet sich das Darmrohr an der Oberfläche des Embryos durch den Urmund (Primitivrinne), welcher den Ort bezeichnet, an welchem sich das innere und das mittlere Keimblatt eingestülpt haben (Kap. V u. VI, Fig. 106, 109, 120, 130 u. 168 *u*). Diese Öffnung, welche sich im Stamm der Cölenteraten dauernd erhält, ist bei den Wirbeltieren der Hauptsache nach nur eine vergängliche Bildung.

Wie schon früher gezeigt wurde, (S. 238) beginnen am Urmund gleich nach seiner ersten Entstehung seine Ränder von vorn nach hinten zu verwachsen. Auf diese Weise müßte der Urmund bald zu einem vollständigen Schwund kommen, wenn er sich nicht nach rückwärts durch Wachstum in demselben Maße vergrößerte, als er nach vorn durch den Verschluß verliert. So erklärt es sich, daß man auf den verschiedensten Embryonalstadien, bei Embryonen von 2, 10, 20, 25 Rückensegmenten usw. immer am jeweilig hinteren Ende ein Stück Urmund (Primitivrinne) vorfindet, an welchem der Verschluß noch nicht erfolgt ist (Fig. 280—282). Aus diesem Urmundrest gehen schließlich auf einem gewissen Stadium zwei verschiedene Bildungen hervor, der oft erwähnte Canalis neurentericus, welcher selbst nur vergänglicher Art ist, und der After, der einzige Teil vom Erwachsenen, welcher vom weit ausgedehnten Urmundgebiet des Embryos seine Herkunft ableitet.

Am besten läßt sich die Entstehung des Afters bei den Amphibien verfolgen. Untersuchungen von SCHANZ, v. ERLANGER, GÖTTE, ROBINSON, von mir und von ZIEGLER haben zu ziemlich übereinstimmenden Ergebnissen geführt.

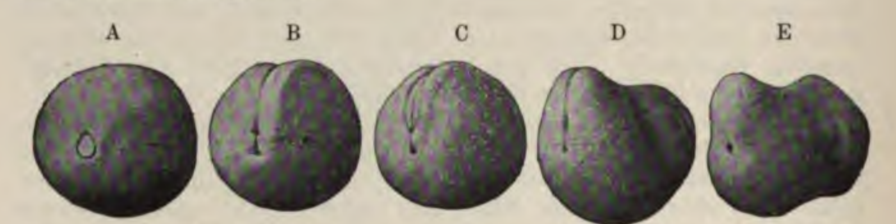


Fig. 385 A—E. **Oberflächenbilder von Rana temp.** Nach ZIEGLER. Aus dem Anatomischen Anzeiger 1892.

Wir beginnen von dem Stadium, wo der offene Teil des Urmundes am Froschei einen kleinen Ring bildet, aus welchem der Dotterpfropf als helle Masse nach außen hervorschaut (Fig. 385 A). Von jetzt ab geht im Laufe weniger Stunden, wie sich an ein und demselben Ei bei kontinuierlicher Beobachtung leicht verfolgen läßt, die ringförmige in eine spaltförmige Öffnung (Primitivrinne) über, indem linker und rechter Urmundrand einander entgegenwachsen. In der Mitte der Rinne verdicken sich die beiden Urmundränder, verwachsen miteinander und zerlegen die Rinne dadurch in eine vordere und in eine hintere kleine Öffnung (Fig. 385 B u. C). Die vordere wird zum Canalis neurentericus, die hintere dagegen zum After. Die sie trennende, durch Verwachsung gebildete Brücke liefert die Anlage des Schwanzes, an dessen Wurzel der After zu liegen kommt; sie kann daher als Schwanzknospe bezeichnet werden.

Das in der Schwanzknospe enthaltene Zellenmaterial ist seiner Entstehung nach ursprünglich auf zwei durch den Urmund getrennte Hälften verteilt gewesen und hat sich erst durch Verschmelzung zu einer unpaaren Knospe vereinigt. Es erklären sich hieraus interessante Mißbildungen von Lachs- und Froschembryonen, bei denen zuweilen eine Verdoppelung des Schwanzes mit einer ausgedehnten Urmundspalte (s. S. 245) verbunden ist.

Die weitere Entwicklung von Canalis neurentericus, Schwanz und After gestaltet sich nun folgendermaßen:

Indem sich die Medullarwülste weiter nach hinten ausdehnen, kommt die vordere Urmundöffnung oder der Canalis neurentericus bald in ihren Bereich zu liegen und wird, wenn sie sich zum Nervenrohr schließen, von außen nicht mehr sichtbar (Fig. 385 D u. E.) Es tritt jetzt der von KOWALEVSKY und GÖTTE zuerst beschriebene Zustand ein, wo Nervenrohr und Darmkanal zusammen ein U-förmig beschaffenes Rohr bilden, an dessen Umbiegungsstelle der Canalis neurentericus gelegen ist (Fig. 158 *cn*, 386 *ne*).

An der Oberfläche des Embryos ist als letzter Rest, der auf den Urmund zurückzuführen ist, nur noch ein kleines Grübchen, der After, zu sehen (Fig. 385 E). Über diesen wächst von oben her die Schwanzknospe als Höcker herüber.

Die Schwanzknospe kann, gemäß ihrer ersten Entstehung durch Verschmelzung eines vor dem After gelegenen, kleinen, verdickten Bezirkes der Urmundränder, nicht als eine direkte Verlängerung des ganzen Körpers, sondern nur als eine Fortsatzbildung der Rückenfläche betrachtet werden. Die ganze ventral von Urmund und After gelegene Fläche des Rumpfes ist an ihrer Entstehung gar nicht beteiligt. Dadurch tritt der Schwanz in einen Gegensatz zum ganzen übrigen Rumpf. Man findet daher an seiner Zusammensetzung auch nur die in der Umgebung des Urmundes entstehenden Organe beteiligt, Nervenrohr, Chorda und Rückensegmente, während Leibeshöhle, Geschlechtsorgane und Nieren sich nicht in ihn hinein fortsetzen. Ferner dringt auch vom inneren Keimblatt ein kleiner Strang in den Schwanz hinein, der, wie die Abbildung von Bombinator nach GÖTTE zeigt (Fig. 386), längere Zeit eine kleine Höhle einschließt. Er wird in der Literatur meist als Schwanzdarm oder postanaler Darm bezeichnet. Später schwindet der Zellenstrang, nachdem er seine Höhlung verloren hat, und löst sich in anderes Gewebe auf.

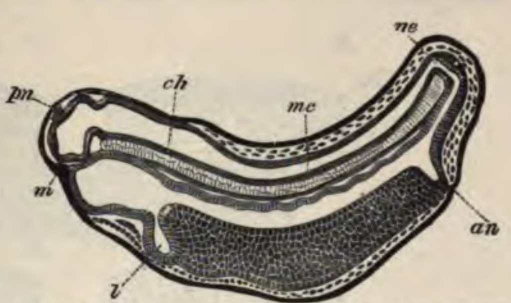


Fig. 386. **Längsdurchschnitt durch einen älteren Embryo von Bombinator.** Nach GÖTTE. *m* Mund; *an* After; *l* Leber; *ne* Canalis neurentericus; *me* Medullarrohr; *ch* Chorda; *pn* Zirbeldrüse.

Das Längenwachstum des Schwanzes geschieht in derselben Weise, wie der ganze Körper in die Länge gewachsen ist. Da am Urmundrand äußeres, mittleres und inneres Keimblatt zusammentreffen und die median gelegenen Organe, Nervenrohr, Chorda und Rückensegmente erzeugen, werden auch die Anlagen von allen diesen Organen der Schwanzknospe zuerteilt. Von der Wachstumszone aus, die auf die Schwanzspitze gerückt ist, setzt sich, wie bei der Verlängerung des Rumpfes, Segment an Segment an.

In der weiteren Entwicklung des Afters sind mehrere Stadien zu unterscheiden. Zunächst zeigt die Afteröffnung die Beschaffenheit des Urmundes, aus dem sie sich ja herleitet. In ihrer Umgebung stehen daher (Fig. 387 A) eine Zeitlang alle drei Keimblätter im Zusammenhang untereinander. An der Afterlippe schlägt sich das äußere Keimblatt in das parietale Mittelblatt um, und einwärts davon geht wieder

an der Darmlippe das viszerale Mittelblatt in das Darmdrüsenblatt über. Es besteht also auf diesem Stadium, genau genommen, noch keine direkte Verbindung des äußeren mit dem inneren Keimblatt, sondern nur durch Vermittelung des Mittelblattes.

Dieser Zustand ändert sich auf dem nächsten Stadium dadurch, daß sich in der Aftergegend das mittlere Keimblatt aus dem oben beschriebenen Zusammenhang löst, einmal an der Afterlippe von dem äußeren Keimblatt, an der Darmlippe vom Darmdrüsenblatt (Fig. 387 B). Die Leibessäcke haben sich dadurch allseitig abgeschnürt und geschlossen. Infolgedessen gehen erst jetzt äußeres und inneres Keimblatt an der Afteröffnung direkt ineinander über.

Hierbei scheinen bei den Amphibien zwei Modifikationen vorzukommen, je nachdem der zum After werdende Urmundrest eine durchgängige Öffnung besaß oder durch Verlötung seiner Ränder geschlossen war. Im ersten Falle ist auch die Afteröffnung (Fig. 387 B) jederzeit durchgängig und stellt ein Epithelrohr dar, welches von außen direkt und unmittelbar, indem es das Mittelblatt durchbohrt, in den Enddarm führt.

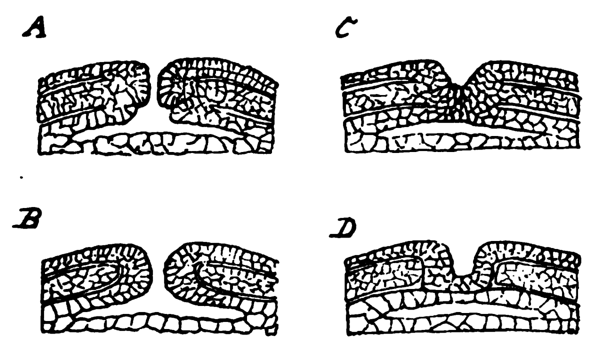


Fig. 387 A—D. **Vier Schemata, um die Umwandlung des letzten Teiles des Urmundes in den After zu veranschaulichen.** Nach HERTWIG.

Im zweiten Fall (Fig. 387 C und D) grenzen zwar in der Aftergegend äußeres und inneres Keimblatt infolge der Ablösung des Mittelblattes unmittelbar zusammen, bilden aber noch einen epithelialen Verschluß, die Aftermembran, eine meist dünne Epithellamelle, die aus je einer einfachen Lage von Ektodermzellen und von Entodermzellen besteht und sich zwischen Aftergrube und Höhle des Enddarmes noch trennend dazwischen schiebt. Hier wird der After erst dadurch durchgängig, daß in der Mitte der epithelialen Verschlußmembran die Zellen auseinanderweichen.

Was die Entstehung von Schwanz und After bei den übrigen Wirbeltieren betrifft, so scheint sie wohl überall in wesentlich derselben Weise wie bei den Amphibien vor sich zu gehen. Überall scheint ein Schwanzdarm oder, besser gesagt, ein kaudaler Entodermstrang angelegt zu werden; er ist schon an den verschiedensten Objekten von mehreren Forschern beobachtet worden, zuerst von KOWALEVSKY bei Amphioxus, bei den Accipenseriden, Selachiern, Knochenfischen, dann von GÖTTE, BOBRETZKY, BALFOUR, HIS, KÖLLIKER, GASSER, BRAUN, BONNET usw. bei den Amphibien, Selachiern, Vögeln und Säugetieren. Bei den Selachiern (Scyllium) erreicht er zur Zeit seiner höchsten Entfaltung etwa ein Drittel von der Länge des ganzen Darmkanales. Er

zeigt an seinem Ende eine kleine, blasenförmige Erweiterung, die durch eine enge Öffnung mit dem Nervenrohr zusammenhängt. Früher oder später bildet er sich bei allen Wirbeltieren zurück; er verliert seine Höhlung in den Fällen, wo er überhaupt eine solche besaß, geht in einen soliden Epithelstrang über, löst sich darauf vom Afterdarm und vom Nervenrohr ab und schwindet dann vollständig. Damit hat auch der Canalis neurentericus als letzter Rest des Urmundes zu bestehen aufgehört.

Über die Afterbildung bei den Säugetieren mögen hier noch einige genauere Angaben nach der Darstellung von STRAHL, KÖLLIKER, BONNET, KEIBEL und GIACOMINI Platz finden. Schon bei Embryonen mit wenigen Rückensegmenten ist die erste Anlage des Afters nachzuweisen. Während am vorderen Ende des Primitivstreifens sich der Canalis neurentericus findet, bildet sich an seinem hinteren Ende die Aftermembran aus, indem an einer kleinen Stelle das mittlere Keimblatt schwindet und Darmdrüsenblatt und Epidermis sich dicht aneinander legen, doch so, daß sie immer durch eine scharfe Kontur gegeneinander abgegrenzt bleiben (Fig. 388 *afm*). Die Afteranlage findet sich mithin

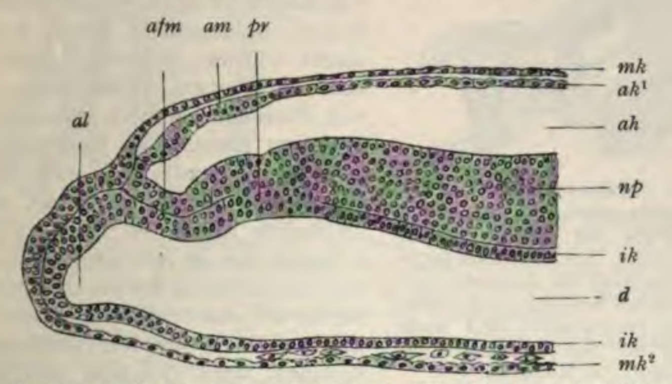


Fig. 388. **Medianschnitt durch das hintere Ende eines 16 Tage alten Schafembryos mit fünf Paar Rückensegmenten.** Nach BONNET. *al* Allantois; *afm* Aftermembran; *am* Amnion; *ah* Amnionhöhle; *ak* äußeres Keimblatt und *mk*[1] mittleres Keimblatt, welches an der Amnionbildung beteiligt ist; *np* Übergang der Nervenplatte in den Primitivstreifen; *pr* Primitivrinne in der Gegend des Canalis neurentericus; *ik* Darmdrüsenblatt; *mk*[2] Darmfaserblatt; *d* Darmrohr.

ursprünglich ganz dorsalwärts am hinteren Ende des Embryos. Der zwischen ihr und dem Canalis neurentericus gelegene Teil des Primitivstreifens bildet sich wie bei den Amphibien zur Schwanzknospe um. Er tritt auf einem etwas späteren Stadium, als in Fig. 388 dargestellt ist, nach außen als ein kleiner Höcker hervor, welcher sich allmählich zum Säugetierschwanz verlängert (Fig. 389 *sch*). Der im Höcker gelegene Canalis neurentericus wird von den Medullarwülsten umwachsen und bei ihrem vollständigen Verschluß in das Nervenrohr mit aufgenommen. Hierbei kommt es auch bei den Säugetieren zur Entwicklung eines kleinen sich später rückbildenden Entodermstranges. Je mehr die Schwanzknospe nach außen hervortritt (Fig. 389 *sch*) und sich über die Aftermembran (*afm*) von oben herüberlegt, um so mehr rückt die ursprünglich ganz dorsal entstandene Aftergrube an die ventrale Seite des embryonalen Körpers; in Fig. 389 ist sie zwischen der Schwanzwurzel (*sch*) und der Anlage der Allantois (*al*) aufzufinden. Die Zerreißung der Aftermembran

erfolgt relativ spät, bei Wiederkäuern z. B. erst bei Embryonen, die älter als 24 Tage sind.

In ähnlicher Weise wie bei den Säugetieren scheint die Entstehung des Afters bei den Vögeln zu erfolgen. Seine Eröffnung durch Zerreißen der Aftermembran geschieht beim Hühnerembryo nach den Angaben von GASSER und KÖLLIKER am 15. Tage.

In der Frage der Afterentwicklung hat lange Zeit große Verwirrung geherrscht. Drei verschiedene Ansichten sind über sie aufgestellt worden.

Nach der älteren Auffassung (KÖLLIKER, BALFOUR usw.) soll der After wie der Mund eine Neubildung sein und dadurch entstehen, daß sich am hinteren Körperende das äußere Keimblatt zu einer Grube einsenkt, welche später in den Enddarm durchbricht. Demgegenüber behaupteten andere Forscher (GASSER, KUPFFER, JOHNSON, SEDGWICK, SPENCER) auf Grund von Beobachtungen, die bei Petromyzon, Triton, Salamandra, Rana, Alytes gemacht wurden, daß der Urmund direkt zum After wird. Eine dritte Gruppe von Forschern endlich (SCHANZ, GÖTTE, BONNET, ERLANGER, ROBINSON, HERTWIG) nimmt zwar auch eine Beziehung des Afters zum Urmund an, aber nur zu seinem hintersten Teil; sie läßt den Urmund, wie im Text genauer dargestellt wurde, sich in zwei Öffnungen zerlegen, in eine vordere, welche in das hintere Ende des Nervenrohres aufgenommen wird (Canalis neurentericus, Chordablastoporus), und in eine hintere Öffnung, die zum After wird (Afterblastoporus, Afterkanal). Zwischen beiden Öffnungen bildet sich die Schwanzknospe.

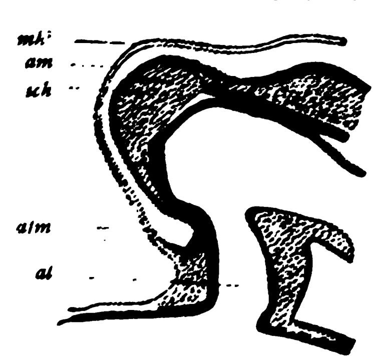


Fig. 389. Medianschnitt durch das Schwanzende eines 18 Tage alten Schafembryos mit 23 Segmenten. Nach BONNET. *sch* Schwanzknospe oder Endwulst; *am* Amnion; *mk¹* Hautfaserblatt desselben; *afm* Aftermembran ventralwärts und nach vorn von der Schwanzknospe gelagert; *al* Allantois.

Während bei den Amphibien die Schwanzknospen ein kleinzelliges Material darstellen, an welchem sich deutlich gesonderte Anlagen für die verschiedenen im Schwanz enthaltenen Organe von vornherein nicht unterscheiden lassen, ist dies bei den entsprechenden Gebilden der Selachier, den Kaudallappen, möglich. Bei ihrer Verschmelzung zum unpaaren „Schwanzknopf“ kann man daher bei den Selachiern den Prozeß viel weiter in seinen Einzelheiten studieren; man kann verfolgen, wie die einzelnen, linker- und rechterseits getrennt angelegten Organanlagen sich zu den unpaaren Achsenorganen durch Nahtbildung vereinigen (vgl. hierüber SCHWARZ, ZIEGLER, H. VIRCHOW).

B. Die Entwicklung des Mundes.

Bei allen Wirbeltieren bildet das äußere Keimblatt an der unteren Seite der Kopfanlage, die anfänglich wie ein abgerundeter Höcker aussieht, eine kleine, flache Grube (Fig. 390), die mit dem blinden Ende der Kopfdarmhöhle (*kd*) zusammentrifft. Im Bereich der Grube fehlt von Anfang an das mittlere Keimblatt (KEIBEL, CARIUS). Äußeres und inneres

Keimblatt stoßen zu einer dünnen Membran zusammen, welche Mundbucht und Kopfdarmhöhle trennt und seit REMAK als die Rachenhaut (Fig. 390 *rh*) beschrieben wird. Ihre Rückbildung erfolgt in ähnlicher Weise, in welcher bei den Reptilien der epitheliale Boden des Mesodermsäckchens durchbrochen wird. Wie man an einem Mediandurchschnitt durch einen Hühnerembryo des betreffenden Stadiums (Fig. 391) deutlich sieht, bilden sich kleinere und größere Lücken in der Epithelmembran aus, so daß sie siebartig durchlöchert wird. Durch Vergrößerung der Lücken und Einreißen der Brücken wird die Kommunikation nach außen hergestellt, wobei noch längere Zeit an den Rändern einzelne Fetzen, bekannt unter dem Namen der primitiven Gaumensegel, stehen bleiben.

Fig. 390. Fig. 391.

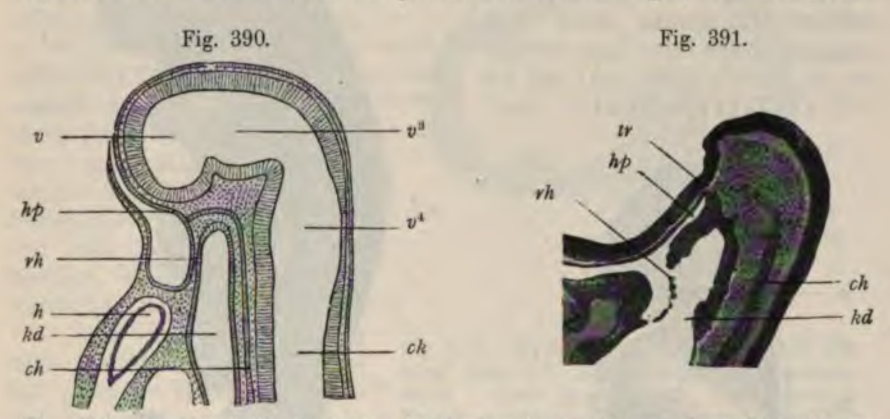


Fig. 390. **Medianschnitt durch den Kopf eines 6 mm langen Kaninchenembryos.** Nach MIHALCOVICS. *rh* Rachenhaut; *hp* Stelle, von der aus sich die Hypophyse entwickelt; *h* Herz; *kd* Kopfdarmhöhle; *ch* Chorda; *v* Ventrikel des Großhirnes; v^3 dritter Ventrikel des Zwischenhirnes; v^4 vierter Ventrikel des Hinter- und Nachhirnes; *ch* Zentralkanal des Rückenmarks.

Fig. 391. **Sagittalschnitt durch den Kopf eines Hühnerembryos am 4. Bruttage.** Photogramm nach einem Präparat des anatomisch-biologischen Instituts. *ch* Chorda; *hp* Hypophysentasche; *kd* Kopfdarmhöhle; *rh* die von Löchern durchsetzte Rachenhaut; *tr* Hirnwand in der Trichtergegend. Nach O. HERTWIG.

Beim Hühnerembryo macht sich die Mundbucht schon am 2. Tage der Bebrütung bemerkbar, nachdem sich kurz zuvor das vordere Ende der Embryonalanlage als Kopfhöcker vom außerembryonalen Teil der Keimblätter abgeschnürt hat. Die Rückbildung der Rachenhaut erfolgt am 4. Tage. Bei Kaninchenembryonen von 9 Tagen ist die Rachenhaut noch nicht durchbrochen. Für den Menschen hat HIS dieses frühzeitige Stadium an einem Embryo (*Lg*) genau untersucht, dessen Alter er auf 12 Tage schätzt.

Bei allen Amnioten Wirbeltieren zeigt der Eingang zur Mundbucht (Fig. 392 und 393 *Mb*) eine sehr ähnliche Form und erscheint als ein weites, fünfeckiges Loch, das von fünf Wülsten umgeben wird. Ihre Kenntnis ist für die Bildungsgeschichte des Gesichts von großer Wichtigkeit.

Von den fünf Wülsten ist einer unpaar, der Stirnfortsatz, ein breiter, abgerundeter Höcker, der die Mundbucht von oben her begrenzt. Seine Entstehung hängt mit der Entwicklung des Zentralnervensystems zusammen, das bis an das vorderste Ende der Embryonalanlage reicht und sich hierselbst zu den Hirnblasen ausgebildet hat

(Fig. 390 *v* und 394 *gh, zh, mh*). Auf einem Längsdurchschnitt untersucht, schließt daher der Stirnfortsatz auf diesem Stadium eine weite, zum Nervenrohr gehörige Höhle ein und stellt eine Blase dar, die aus drei Schichten, aus der Epidermis, einer Mesenchymlage und aus der verdickten, epithelialen Wand des Nervenrohres zusammengesetzt wird.

Die vier übrigen Wülste (Fig. 392 und 393) sind paarige Bildungen, welche die Mundbucht von der Seite und von unten her umgeben. Sie werden hervorgerufen durch Wucherungen des embryonalen Bindegewebes, in welchem stärkere Blutgefäße ihren Weg nehmen. Nach ihrer Lage werden sie als Oberkiefer- (*ok*) und als Unterkieferfortsätze (*uk*)

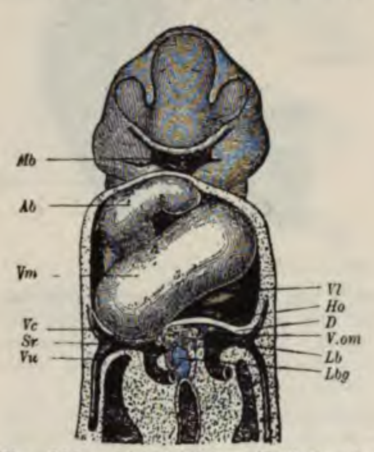


Fig. 392. **Menschlicher Embryo** (*Lg*, His) **von 2,15 mm Nackenlänge.** Konstruktion nach His (Menschliche Embryonen). Vergr. 40fach. *Mb* Mundbucht; *Ab* Aortenbulbus; *Vm* Ventrikelmittelteil; *Vc* Vena cava superior oder Ductus Cuvieri; *Sr* Sinus reuniens; *Vu* Vena umbilicalis; *Vl* linker Teil des Ventrikels; *Ho* Herzohr; *D* Diaphragma; *V.om* Vena omphalomesenterica; *Lb* solide Leberanlage; *Lbg* Lebergang.

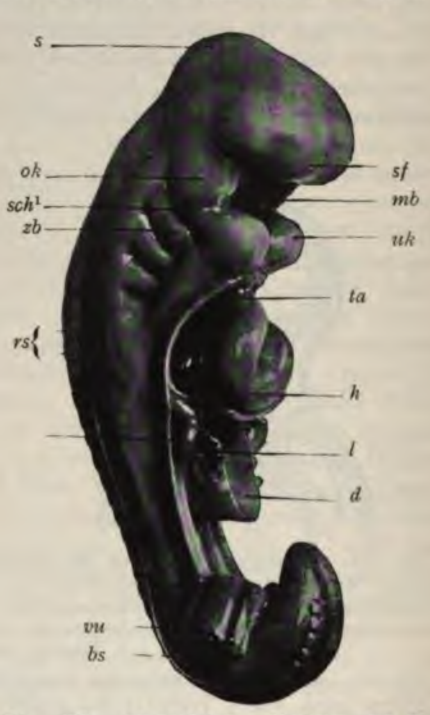


Fig. 393. **Menschlicher Embryo der 3. Woche.** Nach einem Modell von His. Die vordere Bauchwand und der Dottersack sind entfernt. *s* Scheitelhöcker; *sf* Stirnfortsatz; *mb* Mundbucht; *ok* Oberkieferfortsatz; *uk* Unterkieferfortsatz; *zb* Zungenbeinbogen; *sch*¹ erste Schlundfurche; *rs* Rückensegmente; *ta* Truncus arteriosus; *h* Herz; *l* Leber; *d* Darm am Übergang in den Ductus vitello-intestinalis abgeschnitten; *bs* Bauchstiel mit den Vasa umbilicalia *vu*.

unterschieden. Die ersteren setzen sich jederseits unmittelbar an den Stirnfortsatz (*sf*) an; sie sind von ihm getrennt durch die Tränenrinne oder Augennasenfurche, die in einem späteren Kapitel noch besprochen wird und die in schräger Richtung nach oben und außen zu der Gegend des Gesichtes zieht, in welcher sich das Auge anlegt. Oberkiefer- und Unterkieferfortsätze grenzen sich voneinander durch einen Einschnitt ab, welcher dem Ort der späteren Mundwinkel entspricht. Beide Fortsätze jeder Seite bilden zusammen den häutigen Kieferbogen.

Vor dem Durchbruch der Rachenhaut hat sich die Mundbucht noch mehr vertieft, doch nur in ihrem oberen Bereich, während sie nach dem

Unterkieferbogen zu seicht ausläuft. Es hängt dies mit Krümmungen zusammen, von denen bei allen amnioten Wirbeltieren sowie bei den Selachiern der die Hirnblasen einschließende und über dem Eingeweiderohr gelegene Teil des Kopfes betroffen wird. Sein vorderes Ende nämlich biegt sich nach der Bauchseite des Embryos zu um und bildet schließlich mit der hinteren Kopfhälfte einen rechten Winkel (Fig. 394). Infolgedessen wird diejenige Stelle, an welcher sich die sogenannte vordere Kopfkrümmung vollzogen hat und an welcher hintere und vordere Kopfhälfte ineinander umbiegen, zu einer Erhabenheit, dem Scheitelhöcker, *SH*. Dieser schließt die mittelste der Hirnblasen (*mh*), das spätere Mittelhirn, ein. Ferner legt sich infolge der Einkrümmung der Stirnfortsatz mehr von oben und vorn über die Mundbucht herüber, wodurch er zu ihrer Vertiefung beiträgt.

Fig. 394. **Medialer Sagittalschnitt durch den Kopf eines 4½ Tag bebrüteten Hühnerembryos.** Nach Mihalcovics. *SH* Scheitelhöcker; *sv* Seitenventrikel; v^3 dritter Ventrikel; v^4 vierter Ventrikel; *Sw* Sylvische Wasserleitung; *gh* Großhirnbläschen; *zh* Zwischenhirn; *mh* Mittelhirn; *kh* Kleinhirn; *zf* Zirbelfortsatz; *hp* Hypophysentasche (Rathkesche Tasche); *ch* Chorda; *ba* Basilararterie.

Wie nun His für den menschlichen Embryo gezeigt hat, geht die Rachenhaut, ehe sich der Durchbruch an ihr vollzieht, vom Unterkieferbogen aus schräg nach hinten und oben und setzt sich an der Einbiegung (Fig. 390 *hp* u. 391 *hp*) fest, an welcher vorderer und hinterer Kopfteil infolge der Krümmung rechtwinkelig ineinander umbiegen. Hier erhält sich auch nach dem Einreißen der Rachenhaut vor ihrer Anheftungsstelle eine kleine Grube und bildet die Rathkesche Tasche (Fig. 391 und 394 *hp*).

Es verdient hervorgehoben zu werden, daß die vor der Rachenhaut gelegene Mundbucht und das hinter ihr befindliche, vordere Ende des Kopfdarmes keineswegs den in der Anatomie des Erwachsenen als Mund- und Rachenhöhle unterschiedenen Räumen entsprechen. Denn die Zunge, welche man in der Anatomie als am Boden der Mundhöhle gelegen beschreibt, entwickelt sich aus dem hinter der Rachenhaut befindlichen Gebiet des embryonalen Vorderdarmes. Die Gegend der Rathkeschen Tasche aber, welche zur embryonalen Mundbucht gehört, wird beim Erwachsenen zum Gebiet der Rachenhöhle gerechnet.

Im übrigen läßt sich infolge des frühzeitigen und vollständigen Schwundes der Rachenhaut nicht mehr genau angeben, an welcher Stelle beim Erwachsenen der Übergang der von der Epidermis ausgekleideten primitiven Mundbucht in die Epithelschicht des Darmrohres zu suchen ist.

C. Die Entwicklung der Schlundspalten.

Während sich in der Umgebung der Mundbucht die beschriebenen Veränderungen vollziehen, treten unmittelbar hinter dem Kieferbogen

[illegible] auf jeder Seite des [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] (Fig. 393, 395, 396). Vom Epithel der Kopfdarmhöhle aus [illegible] [illegible] [illegible], die dem [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible]. Sie [illegible] die mittleren Keimblätter, die sich in diese Gegend [illegible] [illegible] [illegible] bis an die Oberfläche hervor, wo sie mit der Epidermis in Verbindung treten. Diese senkt sich nun gleichfalls, der Berührungsstelle entsprechend, zu einer Furche ein (Fig. 393, 395), so daß man innere, tiefere **Schlundtaschen** und äußere, mehr oberflächliche **Schlund- oder Kiemenfurchen** unterscheiden kann. Beide werden eine Zeitlang durch eine sehr dünne **Verschlußmembran** voneinander getrennt, die aus zwei Epithelblättern, aus der Epidermis und dem Epithel der Kopfdarmhöhle, zusammengesetzt ist.



Fig. 396. **Frontalkonstruktion des Mundrachenraumes eines menschlichen Embryos (Hl His) von 4,5 mm Nackenlänge.** Aus His, Menschliche Embryonen. Vergr. 30fach. Das Bild zeigt vier äußere und vier innere Schlundfurchen mit den an ihrem Grunde gelegenen Verschlußplatten. In den durch die Furchen getrennten Schlundbogen sieht man die Querschnitte des 2. 5. Schlundbogengefäßes. Infolge der stärkeren Entwicklung der vorderen Schlundbogen sind die hinteren schon etwas nach einwärts gedrängt.

Die Substanzstreifen, welche zwischen den einzelnen Schlundtaschen liegen (Fig. 393, 395, 398), sind die **häutigen Kiemen-, Schlund- oder Viszeralbogen.** Sie bestehen aus einer Achse, die dem mittleren Keimblatt und Mesenchym entstammt, und einem epithelialen Überzug, der nach der Rachenhöhle zu vom inneren Keimblatt, nach außen vom äußeren Keimblatt geliefert wird. Ihrer Reihenfolge nach werden sie, da der die Mundhöhle umschließende Wulst den 1. Schlundbogen bildet, als 2., 3., 4. Schlundbogen usw. unterschieden.

Bei allen wasserbewohnenden, durch Kiemen atmenden Wirbeltieren reißt bald nach der Anlage der Furchen die dünne, epitheliale Verschlußplatte zwischen den Schlundbogen, und zwar in der Reihenfolge ein, wie diese entstanden sind. Der Wasserstrom kann daher jetzt von außen durch die durchgängig gewordenen Spalten in die Kopfdarmhöhle eindringen und, indem er an den Schleimhautflächen vorbeiströmt, zur Atmung verwandt werden. Es entwickelt sich jetzt zu beiden Seiten der Schlundspalten in der Schleimhaut ein **oberflächliches, dichtes,** kapillares Gefäßnetz, dessen Inhalt mit dem vorbeiströmenden Wasser in Gasaustausch tritt. Außerdem faltet sich die Schleimhaut zur Vergrößerung ihrer respiratorischen Oberfläche in zahlreiche, dicht und parallel zueinander gestellte Kiemenblättchen, die aufs reichste mit Blutgefäßnetzen versorgt sind. Hiermit hat sich der vorderste, unmittelbar hinter dem Kopf gelegene Abschnitt des Darmkanales in ein für das Wasserleben berechnetes Atmungsorgan umgewandelt.

Bei den höheren, amnioten Wirbeltieren werden äußere und innere Schlundfurchen nebst den sie trennenden Schlundbogen, wie schon

hervorgehoben wurde, zwar ebenfalls angelegt, doch entwickeln sie sich bei ihnen niemals zu einem wirklich funktionierenden Atmungsapparat; sie gehören daher in die Kategorie der rudimentären Organe; auf der Schleimhaut entstehen keine Kiemenblättchen mehr, ja es scheint nicht einmal stets und überall zur Bildung durchgängiger Spalten zu kommen, indem sich zwischen den einzelnen Schlundbogen die dünne, epitheliale Verschlußplatte in der Tiefe der äußerlich sichtbaren Furchen erhält. Hinsichtlich dieses Punktes gehen übrigens die Meinungen der Forscher, welche sich mit der Untersuchung der Schlundgegend in den letzten Jahren beschäftigt haben, noch auseinander. Während HIS, BORN, KÖLLIKER und SEDGWICK MINOT behaupten, daß die Verschlußplatte in der Regel nicht einreiße, lassen FOL, DE MEURON, KASTSCHENKO, LIESSNER u. a. wenigstens die 2—3 ersten Schlundspalten vorübergehend durchgängig werden. Die Eröffnung erfolgt in größerer Ausdehnung bei den Reptilien, während sie bei den Vögeln

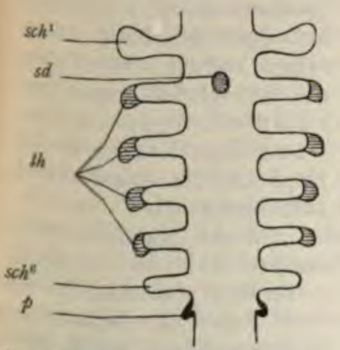


Fig. 396. **Schema zur Entwicklung der Thymus, der Schilddrüse und der postbranchialen Körper und ihrer Beziehungen zu den Schlundtaschen von einem Haiembryo.** Nach DE MEURON. *sch*¹, *sch*⁶ 1. und 6. Schlundtasche; *th* Anlage der Thymus; *sd* Schilddrüse; *p* postbranchialer Körper.

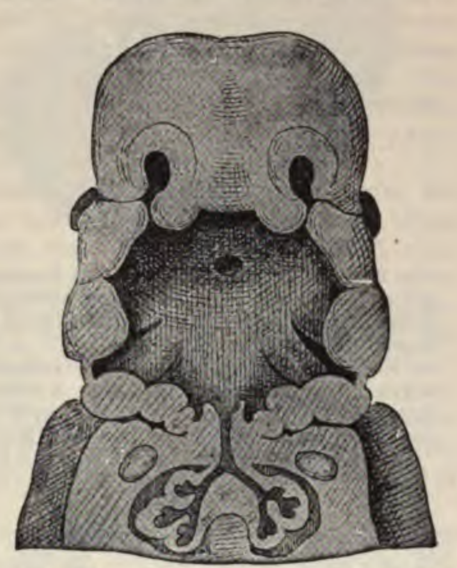


Fig. 397. **Frontalkonstruktion des Mundrachenraumes eines menschlichen Embryos** (*Rg*, HIS) **von 11,5 mm Nackenlänge.** Aus HIS, Menschliche Embryonen. Vergr. 12-fach. Der Oberkiefer ist perspektivisch, der Unterkiefer im Durchschnitt zu sehen. Die letzten Schlundbogen sind äußerlich nicht mehr zu sehen, da sie in die Tiefe der Halsbucht gerückt sind.

und Säugetieren auf einen kleinen Bezirk beschränkt bleibt. Bei den letzten Schlundtaschen kann es zu einem Durchbruch nicht mehr kommen, weil sie weniger tief angelegt werden, die Verschlußplatte daher dicker ausfällt und auch noch eine Schicht Bindegewebe enthält. In diesen Verhältnissen sowie auch in den gleich zu erwähnenden Verschiedenheiten in der Zahl der Schlundbogen sprechen sich die einzelnen Stadien eines Rückbildungsprozesses aus, welchem der ganze Viszeralapparat in der Reihe der Wirbeltiere unterworfen ist.

Die Anzahl der zur Anlage kommenden Schlundspalten ist in den einzelnen Klassen der Wirbeltiere eine wechselnde. Die höchste Zahl treffen wir bei den Selachiern, bei denen sie sich auf sechs (Fig. 396), bei wenigen Arten sogar auf sieben und acht beläuft. Bei

Knochenfischen, Amphibien und Reptilien sinkt die Zahl auf fünf. Bei den Vögeln, den Säugetieren und beim Menschen (Fig. 369, 393, 395 und 398) werden nur vier angelegt. Wir können daher im allgemeinen sagen, daß von den niederen zu den höheren Wirbeltieren eine Reduktion der zur Anlage gelangenden Schlundspalten stattgefunden hat. Im Hinblick auf diese Erscheinung und geleitet von anderen vergleichend-anatomischen Erwägungen haben viele Forscher die Hypothese aufgestellt, daß bei den Vorfahren der Wirbeltiere der Schlunddarm von noch zahlreicheren Spalten, als sie jetzt selbst bei den Selachiern beobachtet werden, durchbohrt gewesen sei, daß ferner verkümmerte oder umgewandelte Reste in der Kopf- und Halsgegend noch aufzufinden seien.

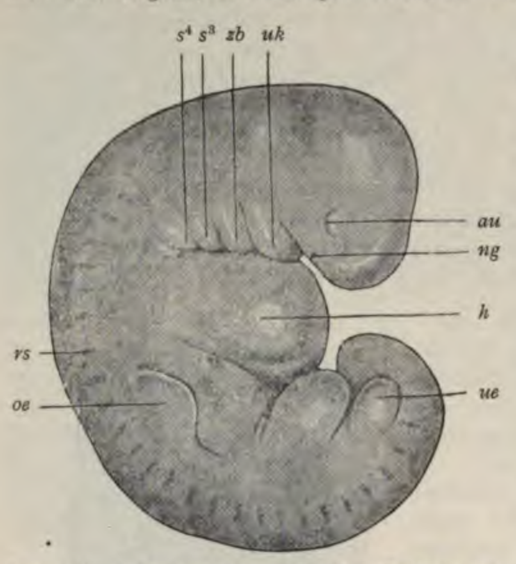


Fig. 398. **Sehr junger menschlicher Embryo aus der 4. Woche von 4 mm Nackensteißlänge, der Gebärmutter einer Selbstmörderin, 8 Stunden nach ihrem Tode, entnommen.** Nach RABL. *au* Auge; *ng* Nasengrube; *uk* Unterkiefer; *zb* Zungenbeinbogen; s^3, s^4 3., 4. Schlundbogen; *h* durch die Entwicklung des Herzens verursachte Auftreibung der Rumpfwand; *rs* Grenze zweier Rückensegmente; *oe*, *ue* obere, untere Extremität.

Beim Hühnerembryo machen sich die Schlundfurchen im Laufe des 3. Tages der Bebrütung bemerkbar, anfänglich nur drei Paar, bis sich ihnen am Ende desselben Tages noch ein viertes Paar hinzugesellt.

Bei menschlichen Embryonen, wenn sie eine Länge von 3—4 mm erreicht haben, sind die Schlundfurchen am deutlichsten zu sehen (HIS). (Fig. 369, 393, 395, 398). Äußere und innere Furchen sind hier tief eingegraben und voneinander nur durch eine dünne, epitheliale Verschlußplatte getrennt; sie nehmen von vorn nach hinten an Länge ab. Von den sie tren-

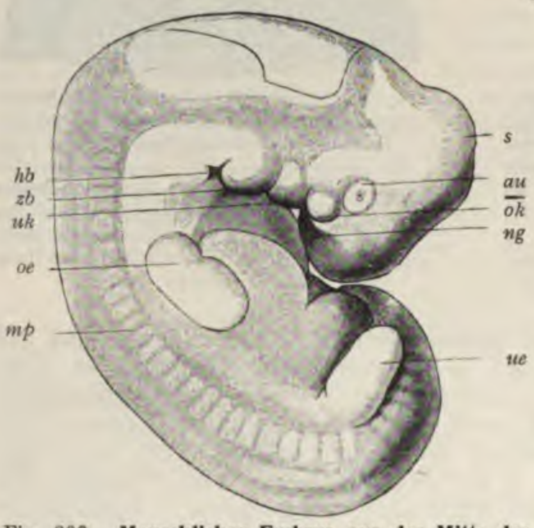


Fig. 399. **Menschlicher Embryo aus der Mitte der 5. Woche von 9 mm Nackensteißlänge.** Nach RABL. *s* Scheitelhöcker; *au* Auge, *ok* Oberkiefer; *uk* Unterkiefer; *zb* Zungenbeinbogen; *hb* Halsbucht (Sinus cervicalis); *ng* Nasengrube; *oe* obere, *ue* untere Extremität; *mp* Muskelplatten (Rumpfsegmente).

nenden Schlundbogen ist der erste der stärkste, der letzte der schwächste; sie bilden, im Frontalschnitt gesehen, zwei nach abwärts konvergierende Reihen, so daß der Mundrachenraum sich in das Darmrohr trichterförmig verjüngt (Fig. 395).

Von der 4. Entwicklungswoche ab beginnen die Schlundbogen dadurch, daß die beiden ersten stärker wachsen als die folgenden, sich gegeneinander zu verschieben (Fig. 397). „Ähnlich den Zügen eines Fernrohres rücken sie, wie His bemerkt, in der Weise übereinander, daß, von außen gesehen, der 4. Bogen zuerst vom 3. und dieser weiterhin vom 2. umgriffen und zugedeckt wird, wogegen an der inneren, dem Rachen zugewendeten Fläche der 4. Bogen sich über den 3., der 3. über den 2. lagert.“ Demgemäß wird die relative Länge des Mundrachenraumes bei den älteren Embryonen geringer als bei den jüngeren. Infolge dieses ungleichen Wachstums, welches sich übrigens in ganz ähnlicher Weise auch bei Vogel- und Säugetierembryonen abspielt, bildet sich eine tiefe Grube an der Oberfläche und am hinteren Rande der Kopf-Halsgegend, die Halsbucht [Sinus cervicalis (Rabl), Sinus praecervicalis (His)] (Fig. 397 und 399 *hb*).

In der Tiefe und an der oberen Wand der Halsbucht lagern der 3. und 4. Schlundbogen, die nun von außen her nicht mehr zu sehen sind. Den Eingang zu ihr begrenzt von vorn her der 2. Schlund- oder Zungenbeinbogen (*zb*). Derselbe entwickelt allmählich nach hinten einen kleinen Fortsatz, welcher sich über die Halsbucht von außen herüberlegt und von Rathke und Rabl mit Recht dem Kiemendeckel der Fische und Amphibien verglichen worden ist. Der Kiemendeckelfortsatz verschmilzt schließlich mit der seitlichen Leibeswand. Dadurch wird die Halsbucht, welche dem unter dem Kiemendeckel der Fische und Amphibien gelegenen und die Kiemenbogen bergenden Raum entspricht, zum Verschluß gebracht.

Eine richtige Vorstellung dieser wichtigen Wachstumsvorgänge wird man leicht gewinnen, wenn man Fig. 395 mit Fig. 397 und Fig. 369 und 398 mit Fig. 399 vergleicht.

Die Entwicklung der Schlundspalten und der Halsbucht hat auch ein praktisches Interesse. Es kommen beim Menschen zuweilen in der Halsgegend Fisteln vor, die von außen verschieden weit nach innen dringen und sogar in die Rachenhöhle einmünden können. Sie sind von embryonalen Verhältnissen in der Weise abzuleiten, daß die Halsbucht teilweise offen geblieben ist. Von hier kann beim Erwachsenen ein Weg noch in die Rachenhöhle führen, wenn sich abnormerweise die 2. Schlundspalte nicht geschlossen hat.

II. Sonderung des Darmrohrs in einzelne Abschnitte und Bildung der Gekröse (Mesenterien).

Anfänglich grenzt das Darmrohr in breiter Ausdehnung (Fig. 315) an die dorsale Rumpfwand; mit der Chorda (*ch*), dem Nervenrohr und den Rumpfsegmenten (*ms*) wird es durch einen breiten Streifen embryonalen Bindegewebes verbunden, in welchem die Anlagen zweier großer Blutgefäße, der beiden primären Aorten (*ao*), eingeschlossen sind. Linke und rechte Leibeshöhle sind daher nach oben noch durch einen weiten Abstand voneinander getrennt. Dieser verringert sich,

je älter der Embryo wird, unter Entwicklung eines Gekröses oder Mesenteriums, einer Bildung, welche sich in der ganzen Länge des Darmrohres mit Ausnahme des vordersten Abschnittes in folgender Weise anlegt: Das Darmrohr entfernt sich weiter von der Chorda; hierbei wird der oben erwähnte, breite Streifen von Bindegewebe von links nach rechts schmäler, dagegen dorsoventralwärts verlängert; die in ihm eingeschlossenen beiden Aorten rücken näher zusammen und verschmelzen schließlich zu einem in der Medianebene zwischen Chorda und Darm gelegenen, unpaaren Stamm. Bei weiterem Verlauf des Prozesses bleiben schließlich Darmrohr und Chorda nur durch ein feines

Fig. 400. Fig. 401.

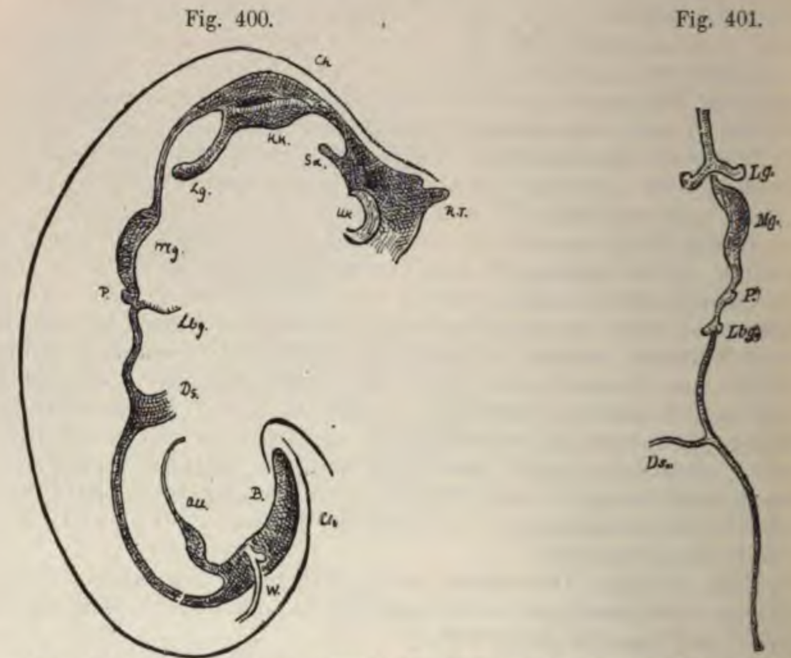


Fig. 400. **Eingeweiderohr eines menschlichen Embryos** (*R*, His) **von 5 mm Nackenlänge.** Aus His, Menschliche Embryonen. Vergr. 20fach. *RT* Rathkesche Tasche. *Uk* Unterkiefer; *Sd* Schilddrüse; *Ch* Chorda dorsalis; *Kk* Kehlkopfeingang; *Lg* Lunge; *Mg* Magen; *P* Pankreas; *Lbg* Lebergang; *Ds* Dottergang (Darmstiel); *All* Allantoisgang; *W* Wolffscher Gang mit hervortretendem Nierengang (Ureter); *B* Bursa pelvis.

Fig. 401. **Eingeweiderohr eines menschlichen Embryos** (*Bl*, His) **von 4,25 mm Nackenlänge.** Aus His, Menschliche Embryonen. Vergr. 30fach. *Lg* Lunge; *Mg* Magen; *P* Pankreas; *Lbg* Lebergänge; *Ds* Dottergang (Darmstiel).

Band in Zusammenhang, das vom vorderen zum hinteren Ende des Embryos reicht. Es geht von dem die Chorda umhüllenden Bindegewebe aus, schließt längs seiner Ursprungslinie die Aorta ein und ist aus drei Schichten zusammengesetzt: aus einer Bindegewebslamelle, in welcher die Blutgefäße zum Darm verlaufen, und zwei Epithelüberzügen, die vom mittleren Keimblatt abstammen und jetzt aus stark abgeplatteten Zellen bestehen.

Die Sonderung des Darmrohres in einzelne, hintereinander gelegene, ungleichwertige Abschnitte beginnt mit der Entwicklung des Magens. Der Magen macht sich zuerst in einiger Entfernung hinter dem mit den Schlundspalten versehenen, respiratori-

schen Abschnitt bemerkbar als eine kleine, spindelförmige Erweiterung, deren Längsachse mit der Längsachse des Körpers zusammenfällt (Fig. 400 und 401 *Mg*). Solche Befunde erhält man bei menschlichen Embryonen der 4. Woche. Das ganze embryonale Eingeweiderohr läßt jetzt fünf hintereinander gelegene Abschnitte unterscheiden, die Mundhöhle, die Schlundhöhle mit den Kiemenspalten, die sich trichterförmig in die Speiseröhre verengt. Auf diese folgt der spindelig erweiterte Magen, auf diesen das übrige Darmrohr, das noch mit dem Dottersack in mehr oder minder weitem Zusammenhang steht (*Ds*). Mit Ausnahme der drei vordersten Abschnitte findet sich in der ganzen Länge des Darmes ein Gekröse (Mesenterium); sein zum Magen gehender Teil wird noch besonders als Mesogastrium unterschieden.

Bei manchen Fischen und Amphibien erhält sich dieser Zustand dauernd. Auch beim erwachsenen Tier durchsetzt der Darm die Leibeshöhle in schwach gekrümmtem Verlauf. Der Magen erscheint an ihm als eine spindelförmige Erweiterung.

Eine Änderung wird bei allen höheren Wirbeltieren herbeigeführt durch ein mehr oder minder beträchtliches Längenwachstum des Darmes, hinter welchem die Größenzunahme des Rumpfes weit zurückbleibt. Die Folge davon ist, daß der Darm, um Platz in der Leibeshöhle zu finden, sich in Windungen legen muß. Hierbei bleiben einzelne Strecken der Wirbelsäule genähert, während andere sich von ihr bei der Einfaltung entfernen. Erstere sind mit einem kurzen Mesenterium befestigt und daher minder beweglich, letztere haben ihr Aufhängeband bei der Lageveränderung zu einer zuweilen sehr ansehnlichen, dünnen Lamelle ausgezogen und in demselben Maße eine größere Beweglichkeit gewonnen.



Fig. 402. **Schematische Darstellung des Darmkanales eines 6-wöchentlichen Embryos des Menschen.** Nach Toldt. *sp* Speiseröhre; *kc* kleine Kurvatur; *gc* große Kurvatur; *du* Duodenum; d^1 Teil der Schleife, der zum Dünndarm wird; d^2 Teil der Schleife, der zum Dickdarm wird und mit dem Coecum beginnt; d^3 Abgangsstelle des Dotterganges; *mg* Mesogastrium; *ms* Mesenterium; *m* Milz; *p* Pankreas; *r* Mastdarm; *ao* Aorta; *cl* Art. coeliaca; *mei* Art. mesenterica inferior; *ac* Aorta caudalis.

Die zum Teil recht komplizierten Entwicklungsprozesse sind durch die vortrefflichen Arbeiten von Meckel, Johannes Müller, Toldt, His, Klaatsch und Swaen auch für menschliche Embryonen zur Genüge aufgeklärt, so daß diese der Beschreibung zur Grundlage dienen können.

Bei menschlichen Embryonen der 5. und 6. Woche ist die hintere, der Wirbelsäule zugekehrte Fläche des Magens (Fig. 402 *gc*) stark ausgebuchtet, die vordere Wand (*kc*) dagegen, welche bei Eröffnung der Bauchhöhle durch die schon ansehnliche Leber bedeckt wird, ist etwas eingedrückt. Eine Linie, welche Mageneingang und Ausgang (Cardia und Pylorus) an der hinteren Fläche verbindet, ist daher viel länger, als die entsprechende Verbindungslinie an der vorderen Fläche. Diese wird zur kleinen Kurvatur (*kc*), die andere, an welcher sich zugleich das Magengekröse ansetzt, ist die spätere große Kurvatur (*gc*).

Der auf den Magen folgende Abschnitt hat sich infolge stärkeren Längenwachstums in einzelne Windungen gelegt. Von dem Pylorus wendet sich das Darmrohr (*du*) erst eine kleine Strecke nach rückwärts bis nahe an die Wirbelsäule heran, biegt hier scharf um und beschreibt eine große Schleife, deren Konvexität nach vorn und abwärts nach dem Nabel zu gerichtet ist. Die Schleife besteht aus zwei ziemlich parallel und nahe beisammen verlaufenden Schenkeln (d^1 und d^2), zwischen welchen sich das mit in die Länge ausgezogene Mesenterium (*ms*) ausspannt. Der eine Schenkel (d^1) liegt vorn und steigt nach abwärts, der andere (d^2) liegt hinter ihm und wendet sich nach aufwärts, um nahe der Wirbelsäule noch einmal umzubiegen und, durch ein kurzes Mesenterium befestigt, in geradem Verlauf (*r*) nach abwärts zum After zu ziehen. Die Übergangsstelle des ab- und aufsteigenden Schenkels oder der Scheitel der Schleife ist in den mit einer Aushöhlung versehenen Anfangsteil der Nabelschnur eingebettet, wo er durch den in Rückbildung begriffenen Dottergang (d^3) mit dem Nabelbläschen zusammenhängt. In einiger Entfernung vom Ursprung des Dotterganges bemerkt man am aufsteigenden Schenkel eine kleine Erweiterung und Ausbuchtung (d^2). Sie entwickelt sich weiterhin zum Blinddarm und deutet somit die wichtige Stelle an, an welcher sich Dünn- und Dickdarm gegeneinander abgrenzen.

Infolge der ersten Faltungen lassen sich jetzt schon vier, später noch deutlicher gesonderte Darmteile unterscheiden. Das kurze, vom Magen zur Wirbelsäule laufende, zu dieser Zeit noch mit einem kleinen Mesenterium versehene Stück wird zum Zwölffingerdarm (*du*), der vordere, absteigende Schenkel (d^1) nebst dem Scheitel der Schleife liefert den Dünndarm, der hintere aufsteigende Schenkel entwickelt sich zum Dickdarm (d^2) und das zum letztenmal wieder umbiegende Endstück zum S romanum und Mastdarm (*r*).

Bei Embryonen des 3. und der folgenden Monate finden wichtige Lageveränderungen am Magen und an der Darmschleife in Zusammenhang mit einem weiter vor sich gehenden Längenwachstum statt.

Der Magen erfährt eine zweifache Drehung um zwei verschiedene Achsen und nimmt dadurch frühzeitig eine Form und Lage an, welche annähernd dem bleibenden Zustand entspricht (Fig. 403 A u. B). Einmal geht seine Längenachse, welche den Magenmund (Cardia) mit dem Pförtner (Pylorus) verbindet und anfangs der Wirbelsäule parallel gerichtet ist, infolge einer Drehung um die Sagittalachse in eine schräge und schließlich in eine fast quere Stellung über. Dadurch rückt jetzt der Magenmund auf die linke Körperhälfte und nach abwärts, der Pförtner aber mehr auf die rechte Körperhälfte und weiter nach oben. Zweitens erfährt der Magen gleichzeitig noch eine Drehung um seine Längsachse, durch welche die ursprünglich linke Seite zur vorderen und die rechte zur hinteren Seite wird. Infolgedessen kommt die große Kurvatur nach abwärts, die kleine nach oben zu liegen. Von den Lageveränderungen wird auch das Endstück der Speiseröhre mit betroffen. Es erleidet eine spirale Drehung, durch welche ebenfalls seine linke zur vorderen Seite wird.

Durch diese embryonalen Wachstumsvorgänge am Eingeweiderohr fällt Licht auf die symmetrische Lage der beiden Nervi vagi, von denen der linke an der vorderen, der rechte an der hinteren Seite der Speiseröhre durch das Zwerchfell durchtritt, und der eine sich an der Vorderfläche des Magens, der andere an der entgegengesetzten Wand ausbreitet.

Denken wir uns den Drehungsprozeß der Speiseröhre und des Magens rückgängig gemacht, so wird auch im Verlauf und in der Verbreitung der beiden Vagi die ursprüngliche Symmetrie wieder hergestellt.

Die Drehung des Magens übt einen tiefgreifenden Einfluß natürlich auch auf sein Gekröse, das Mesogastrium, aus und gibt, wie zuerst JOH. MÜLLER in klarer Weise gezeigt hat, den Anstoß zur Entwicklung des großen Netzbeutels (des Omentum maius). Solange der Magen noch senkrecht steht, bildet sein Gekröse eine senkrechte Lamelle, welche sich von der Wirbelsäule direkt zu der jetzt noch nach hinten gerichteten, großen Kurvatur ausspannt (Fig. 402). Infolge der Drehung aber wird es stark ausgedehnt und vergrößert, da sein Ansatz am Magen allen Verlagerungen desselben folgen muß. Vom Ursprung an der Wirbelsäule wendet es sich daher jetzt nach links und nach unten, um sich an der großen Kurvatur anzusetzen, es nimmt eine Form und Lage an,

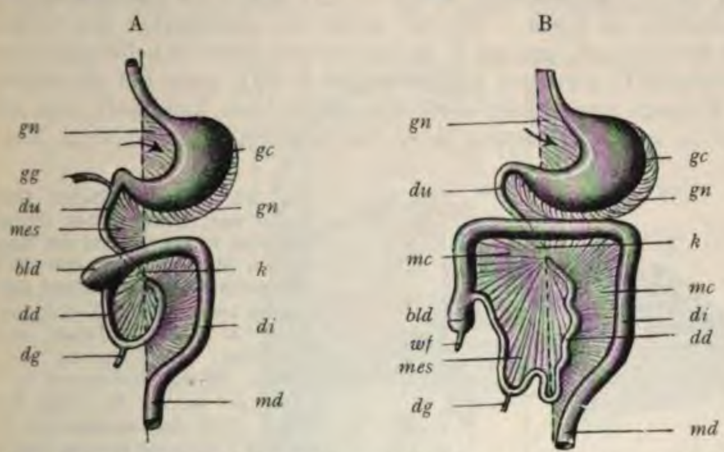


Fig. 403. **Schema der Entwicklung des menschlichen Darmkanales und seines Gekröses.** A früheres, B späteres Stadium. *gn* großer Netzbeutel, der sich aus dem Mesogastrium (Fig. 402 *mg*) entwickelt. Der Pfeil bedeutet den Eingang in den Netzbeutel (Bursa omentalis); *gc* große Kurvatur des Magens; *gg* Gallengang (Ductus choledochus); *du* Duodenum; *mes* Mesenterium; *mc* Mesocolon; *dd* Dünndarm; *di* Dickdarm; *md* Mastdarm; *dg* Dottergang; *bld* Blinddarm; *wf* Wurmfortsatz; *k* Kreuzungsstelle der Darmschleife. Der Dickdarm mit seinem Mesocolon kreuzt das Duodenum. Nach O. HERTWIG.

von welcher sich der Leser leicht eine richtige Vorstellung bilden wird, wenn er das Schema 403 mit dem Querschnittsbild Fig. 404 kombiniert. Auf diese Weise kommt ein von der übrigen Leibeshöhle abgesonderter Raum, der große Netzbeutel (Bursa omentalis, Fig. 404 **) zustande, der seine Öffnung nach der rechten Körperseite zugekehrt hat, und dessen vordere Wand vom Magen, dessen hintere und untere Wand vom Magengekröse (gn^2, gn^1) gebildet wird. In den schematischen Fig. 403 A u. B wird der Eingang in den Netzbeutel durch die Richtung des Pfeiles angedeutet.

Eine weitere Ausdehnung erhält übrigens der Netzbeutel (Fig. 404 **) noch dadurch, daß zu dieser Zeit schon die Leber (*l*) zu einer großen Drüse herangewachsen und mit der kleinen Kurvatur des Magens durch das kleine Netz (*kn*), dessen Entwicklung uns später noch beschäftigen wird, verbunden ist. Daher öffnet sich der Netzbeutel nicht, wie in

dem Schema Fig. 403, auf welchem die Leber mit ihren Bändern weggelassen ist, gleich an der kleinen Kurvatur in die gemeinsame Bauchhöhle, sondern zuvor noch in einen hinter dem kleinen Netz (*kn*) und der Leber (*l*) gelegenen Vorraum (das Atrium bursae omentalis) oder den kleinen Netzbeutel (Fig. 404).

Eine nicht minder eingreifende Drehung wie der Magen hat die Darmschleife mit ihrem Mesenterium um ihre Anheftungsstelle an der Lendenwirbelsäule durchzumachen. Der absteigende und der aufsteigende Schenkel kommen zuerst nebeneinander zu liegen. Dann schlägt sich der letztere, welcher zum Dickdarm wird (Fig. 403), über den ersteren in schräger Richtung herüber und kreuzt den Anfangsteil des Dünndarmes (*k*) in querer Richtung. Beide Teile, namentlich aber der Dünndarm, fahren am Ende des 2. Monats fort, stark in die Länge zu wachsen und sich in Windungen zu legen. Hierbei gerät der Anfangsteil des Dickdarmes oder das Coecum, das im 3. Monat bereits einen sichelförmig gebogenen Wurmfortsatz erkennen läßt (Fig. 403 B *bld*), ganz auf die rechte Seite des Körpers nach oben unter die Leber; von hier läuft sein Anfangsstück in querer Richtung über das Duodenum unter dem Magen zur

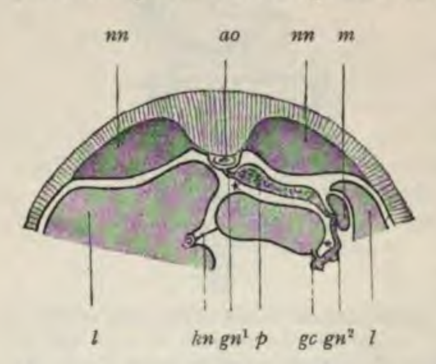


Fig. 404. **Schematischer Querschnitt durch den Rumpf eines menschlichen Embryos in der Gegend des Magens mit seinem Mesogastrium, um die Bildung des Netzbeutels am Anfang des 3. Monats zu zeigen.** Nach Toldt. *nn* Nebenniere; *ao* Aorta; *l* Leber; *m* Milz; *p* Pankreas; gn^1 Ursprung des großen Netzes (Mesogastrium) an der Wirbelsäule, gn^2 der an die große Magenkurvatur (*gc*) sich ansetzende Teil des großen Netzes; *kn* kleines Netz; *gc* große Kurvatur des Magens; * Vorraum und Höhle des großen Netzbeutels.

Milzgegend herüber, biegt dann scharf um (Flexura coli linealis) und steigt nach der linken Beckengegend herab, um in das S romanum und Rectum überzugehen. Somit sind schon im 3. Monat am Dickdarm das Coecum, das Colon transversum und C. descendens unterscheidbar. Ein Colon ascendens fehlt noch. Dasselbe bildet sich erst in den folgenden Monaten (Fig. 403 B) dadurch aus, daß der anfangs unter der Leber befindliche Blinddarm allmählich eine tiefere Lage einnimmt, sich im 7. Monat unterhalb der rechten Niere findet und vom 8. Monat an über den Darmbeinkamm herabsteigt.

In dieser Zeit hat der Blinddarm (Coecum) an Länge zugenommen und stellt gegen Ende der Schwangerschaft einen ziemlich beträchtlichen Anhang an der Übergangsstelle des Dünn- und Dickdarmes dar. Frühzeitig zeigt er eine ungleichmäßige Entwicklung (Fig. 403 B *bld*). Das oft mehr als die Hälfte der Länge umfassende Endstück bleibt im Wachstum hinter dem sich stärker ausweitenden Anfangsstück zurück; jenes wird als Wurmfortsatz (*wf*), dieses als Coecum unterschieden. Beim Neugeborenen ist der Wurmfortsatz vom Coecum noch weniger scharf abgesetzt, als einige Jahre später, wo er sich zu einem nur gänsekielstarken, 6—8 cm langen Anhang umgestaltet hat.

Innerhalb des von den Dickdarmwindungen umgrenzten Bezirkes breitet sich der Dünndarm aus, der vom absteigenden Schenkel der Schleife abstammt, und legt sich infolge seines beträchtlichen Längenwachstums in immer zahlreichere Schlingen (Fig. 403).

Ursprünglich sind alle Darmabschnitte vom Magen an durch ein gemeinsames Gekröse (Mesenterium commune) mit der Lendenwirbelsäule frei beweglich verbunden (Fig. 403 A u. B). Das Gekröse ist natürlicherweise durch das Längenwachstum der Darmschleife auch beeinflußt worden, insofern seine Ansatzlinie am Darm die Ursprungslinie an der Wirbelsäule (Radix mesenterii) um ein Vielfaches an Länge übertrifft und sich dabei nach Art einer Hemdkrause in Falten legt. Eine derartige Anordnung der Gekröse findet sich als bleibende Bildung bei vielen Säugetieren, wie beim Hund, bei der Katze usw.

Beim Menschen aber wird vom 4. Monat an die Anordnung des Gekröses eine viel kompliziertere. Es treten Veränderungen ein, die

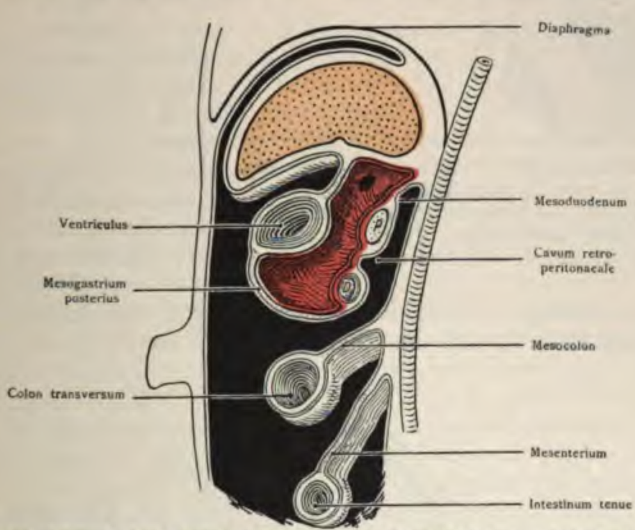


Fig. 405. **Entwicklung des Netzbeutels (Bursa omentalis) beim menschlichen Embryo.** Schematisierter Medianschnitt durch das Abdomen. Nach KOLLMANN. *P* Pankreas; *D* Duodenum.

sich kurzweg als Verklebungs- und Verwachsungsprozesse einzelner Abschnitte der Gekröslamelle mit angrenzenden Partien des Bauchfelles, sei es von der hinteren Bauchwand, sei es von benachbarten Organen, kennzeichnen lassen. Sie betreffen das Aufhängeband des Duodenum und des Dickdarmes, welches in der ersten Hälfte der Embryonalentwicklung stets vorhanden ist (Fig. 405).

Das Duodenum (Fig. 405 *D*) legt sich, die bekannte hufeisenförmige Krümmung beschreibend, mit seinem Gekröse, in welches der Anfang der Bauchspeicheldrüse (*P*) eingeschlossen ist, breit an die hintere Rumpfwand an und verschmilzt mit ihrem Bauchfell in ganzer Ausdehnung; aus einem beweglichen ist es zu einem unbeweglichen Darmteil geworden (Fig. 406 *D*).

Der Dickdarm besitzt noch im 3. Monat ein langes, von der Wirbelsäule ausgehendes Aufhängeband (Fig. 403 *mc* u. 405 Mesocolon), welches nichts anderes als ein Teil des gemeinsamen Darmgekröses

ist, aber als Mesocolon besonders unterschieden wird. Infolge der oben beschriebenen Drehung der primitiven Darmschleife ist nun nicht allein das Colon transversum, sondern auch das zu ihm gehörige, ansehnliche Mesocolon quer über das Ende des Duodenum herübergezogen worden; es verschmilzt hier eine Strecke weit mit ihm und mit der hinteren Rumpfwand, gewinnt dadurch eine neue, von links nach rechts verlaufende, sekundäre Ansatzlinie (Fig. 406) und erscheint so als ein vom gemeinsamen Darmgekröse abgelöster Teil. Das Colon transversum (Fig. 405—407) mit seinem Mesocolon trennt jetzt die Leibeshöhle in einen oberen Teil, welcher Magen, Leber, Duodenum und Pankreas einschließt, und in einen unteren, die Dünndärme bergenden Abschnitt. So erklärt sich aus der Entwicklungsgeschichte der auffällige Befund, daß das Duodenum, um aus dem oberen in den unteren Raum zu gelangen und sich in das Jejunum fortzusetzen, unter dem quer ausgespannten Mesocolon hindurchtritt (Fig. 403 *k* u. 406 *D*).

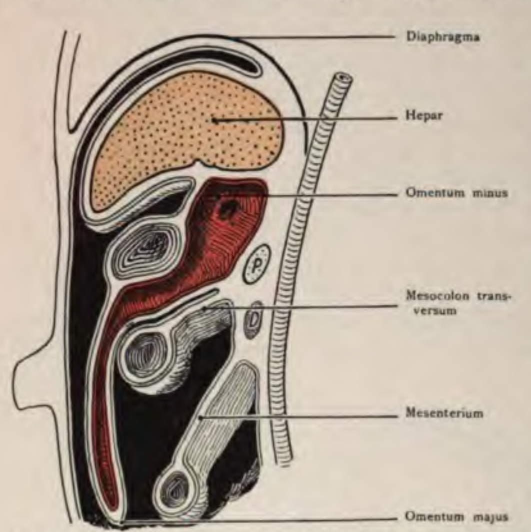


Fig. 406. **Schematisierter Medianschnitt durch das Abdomen eines menschlichen Fötus vom 5. Monat, um das Verhalten der Mesenterien in nahezu vollendetem Zustand darzustellen.** Nach KOLLMANN. *P* Pankreas; *D* Duodenum.

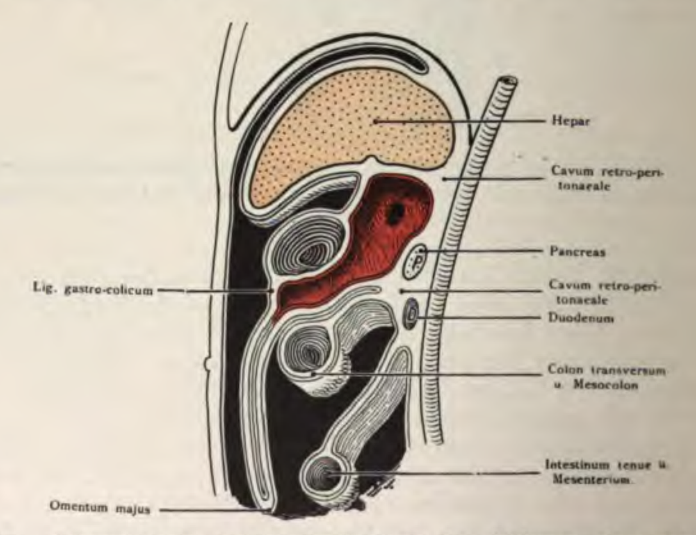


Fig. 407. **Schematisierter Medianschnitt durch das Abdomen eines erwachsenen Menschen, um die letzten Veränderungen des Mesenteriums darzustellen.** Nach KOLLMANN. *P* Pankreas; *D* Duodenum.

Auch am Aufhängeband vom Coecum und vom auf- und absteigenden Schenkel des Dickdarmes tritt eine Verwachsung mit dem Bauchfell der Rumpfwand bald in mehr, bald in minder ausgedehnter Weise ein. Es sitzen daher die genannten Darmteile beim Erwachsenen bald mit ihrer hinteren Wand breit der Rumpfwand an, bald sind sie durch ein mehr oder minder kurzes Mesenterium befestigt.

Es bleibt jetzt noch übrig, auf die wichtigen Veränderungen des großen Netzbeutels einzugehen, mit dessen Entwicklung während der ersten Embryonalmonate wir auf S. 417 bekannt geworden sind. Der Netzbeutel zeichnet sich einmal durch ein sehr beträchtliches Wachstum und zweitens dadurch aus, daß er an verschiedenen Stellen mit Nachbarorganen verschmilzt. Anfangs reicht er nur bis zur großen Magenkurvatur (Fig. 403, 404, 405), an welche er sich ansetzt; aber schon vom 3. Monat an vergrößert er sich und legt sich über die unterhalb des Magens befindlichen Eingeweide herüber, zuerst über das Colon transversum (Fig. 406), dann über die gesamten Dünndärme. Der Beutel besteht, soweit er sich nach abwärts ausgedehnt hat, aus zwei dicht übereinander befindlichen, durch einen sehr geringen Zwischenraum getrennten Lamellen, die an seinem unteren Rand ineinander umbiegen. Von diesen ist die oberflächliche, der vorderen Bauchwand zugekehrte Lamelle an der großen Magenkurvatur befestigt, die hintere, den Därmen aufliegende Lamelle findet an der Wirbelsäule ihren ursprünglichen Ansatz und schließt hier den Hauptteil des Pankreas ein (Fig. 405 *P*, 406 *P*, 404 *p*). In diesem Zustand erhält sich der große Netzbeutel bei manchen Säugetieren (Hund). Beim Menschen beginnt er schon vom 4. Embryonalmonat an Verwachsungen einzugehen (Fig. 407). Die hintere Netzlamelle legt sich in großer Ausdehnung auf der linken Körperseite der hinteren Bauchwand an und verschmilzt mit ihr, so daß ihre Anheftungsstelle an der Wirbelsäule seitlich auf den Ursprung des Zwerchfelles rückt (Lig. phrenico-lineale). In diese Verwachsung wird auch das Mesenterium vom Duodenum und vom Pankreas (Fig. 405) mit hineingezogen. Infolgedessen kommen beide Organe (Fig. 407, *P* u. *D*) in ihrer ganzen Ausdehnung dicht an die hintere Rumpfwand, gleichsam außerhalb des Peritonealsackes zu liegen; sie haben ihr ursprünglich frei bewegliches Mesenterium verloren (Fig. 405, *D* u. *P*) und eine feste Lage eingenommen. — Ferner gleitet die hintere Lamelle des Netzbeutels von der hinteren Rumpfwand nach abwärts über die obere Fläche des Mescolon (Fig. 406) und über das Colon transversum herüber und geht mit beiden Verlötungen ein, mit dem ersten schon im 4. Embryonalmonat. Zur Zeit der Geburt sind die beiden Platten des über die Därme herübergewucherten Abschnittes des großen Netzbeutels, wie bei vielen Säugetieren, durch einen engen Spaltraum getrennt (Fig. 406); im 1. und 2. Lebensjahr verschmelzen sie gewöhnlich zu einer einfachen Platte, in welcher sich Fetträubchen ablagern (Fig. 407). Von jetzt ab wird der Teil der vorderen Lamelle des großen Netzbeutels, welcher von der großen Kurvatur des Magens bis zum Colon transversum reicht, mit dessen vorderer Fläche er verwachsen ist, als Ligamentum gastrocolicum (Fig. 407) bezeichnet. Wenn man dasselbe durchschneidet, kommt man von vorn in die so eröffnete Höhle des großen Netzbeutels hinein.

III. Entwicklung der einzelnen Organe des Eingeweiderohres.

Das einfache Längenwachstum, auf welches die eben besprochenen Schlingenbildungen zurückzuführen sind, ist nur ein, und zwar keineswegs das hauptsächlichste Mittel, durch das die Oberfläche des Darmes vergrößert wird. Einen viel beträchtlicheren Zuwachs erfährt seine Oberfläche dadurch, daß die innere, ursprünglich glatte Epithelschicht, die vom Darmdrüsenblatt des Keimes abstammt, Ausstülpungen und Einstülpungen bildet. Durch Ausstülpungen nach dem Hohlraum des Darmes zu entstehen zahlreiche Falten, kleine Papillen und Zotten, welche der Schleimhaut an den meisten Stellen eine sammetartige Beschaffenheit verleihen; durch Einstülpung nach der Oberfläche des Rohres entwickeln sich verschiedene Arten von kleineren oder größeren Drüsen.

Durch den Mechanismus der Faltenbildung und Einstülpung, dessen große Bedeutung für die tierische Formgebung schon im ersten Hauptteil im IV. Kapitel für sich besonders erörtert wurde, gewinnt die Darmschleimhaut in viel höherem Maße die Fähigkeit: 1. Verdauungssäfte abzuscheiden und 2. die im Darmkanal mechanisch und chemisch vorbereiteten Nahrungsstoffe aufzusaugen und in die Säftemasse des Körpers überzuführen.

Die zahlreichen Organe, die durch dieses ungleiche Wachstum gebildet werden, bespreche ich nach den Abschnitten, in welche das Eingeweiderohr eingeteilt wird, und beginne mit den Organen der Mundhöhle.

A. Die Organe der Mundhöhle: Zähne, Zunge, Tonsille und Speicheldrüsen.

1. Die **Zähne** sind in morphologischer Hinsicht jedenfalls die interessantesten Bildungen der Mundhöhle. Ihre Entwicklung vollzieht sich beim Menschen und bei den Säugetieren in einer keineswegs einfachen und leicht verständlichen Weise; einfacher verhält sie sich dagegen bei den niederen Wirbeltieren, die uns daher am besten zum Ausgangspunkt der Darstellung dienen.

Bei vielen niederen Wirbeltieren kommen die Zähne, welche sich bei den Säugetieren nur auf den Kieferrändern finden, noch auf manchen anderen Stellen der Körperoberfläche vor. Denn bei vielen Arten bedecken sie nicht allein das Dach und den Boden der Mundhöhle und die Innenfläche der Kiemenbogen in großer Anzahl als Gaumen-, Zungen- und Schlundzähne, sondern verbreiten sich auch noch, dicht aneinander gereiht, über die ganze Haut und verwandeln sie dadurch, wie bei den Selachiern, in einen kräftigen und zugleich biegsamen Panzer.

Die Zähne sind ursprünglich nichts anderes, als verknöcherte Papillen der Haut und der Schleimhaut, auf deren freier Oberfläche sie gebildet werden. Das lehrt in sehr überzeugender Weise die Entstehung der Hautzähne bei den Selachiern.

Bei jungen Hai-Embryonen entwickeln sich auf der sonst glatten Oberfläche der Lederhaut, die vom embryonalen Mesenchym abstammt, kleine, zellenreiche Papillen und dringen in die dicke Epidermis hinein (Fig. 408 *zp*). Diese erfährt nun auch ihrerseits eine auf die Zahnbildung hinzielende Veränderung; denn ihre die Papille unmittelbar überziehenden Zellen wachsen zu sehr langen Zylindern aus und stellen ein Organ dar, welchem die Abscheidung des Schmelzes obliegt, die sogenannte Schmelzmembran (Fig. 408 *sm*). Durch weiteres Wachstum nimmt

hierauf die ganze Anlage eine Form an, welche dem späteren Hartgebilde entspricht (Fig. 409).

Nun beginnt der Verknöcherungsprozeß. Von den am oberflächlichsten gelegenen Zellen der Papille, der Odontoblastenschicht (*o*) (Membrana eboris), wird eine dünne Lage von Zahnbein (*zb*), das wie eine Kappe der Papille aufsitzt, ausgeschieden. Gleichzeitig beginnt auch die Schmelzmembran (*sm*) ihre abscheidende Tätigkeit und überzieht die Außenfläche der Zahnbeinkappe (*zb*) mit einer festen, dünnen Schicht von Schmelz (*s*). Auf die zuerst entstandenen Schichten werden weiterhin immer neue aufgelagert, auf die Zahnbeinkappe von innen her durch die Tätigkeit der Odontoblasten neues Zahnbein, auf den Schmelzüberzug von außen her durch die Schmelzmembran neuer Schmelz. So entwickelt sich ein immer fester und stärker werdender Zahnkörper, der sich mehr und mehr über die Oberfläche der Haut erhebt

Fig. 408. **Jüngste Anlage eines Hautzahnes (einer Placoidschuppe) eines Selachier-Embryos.** *zp* Zahnpapille; *sm* Schmelzmembran; Nach O. Hertwig.

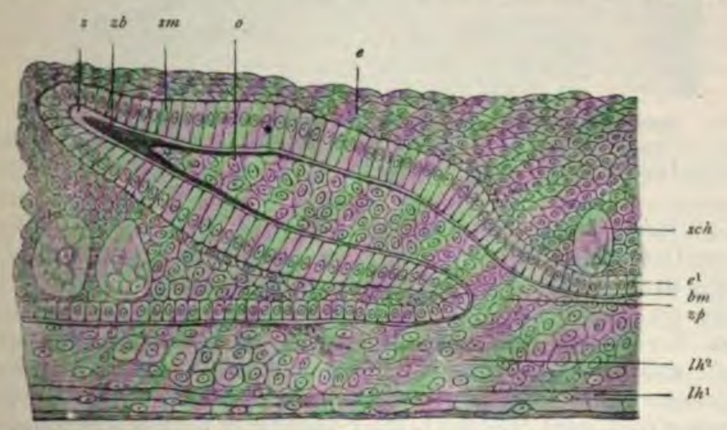


Fig. 409. **Längsdurchschnitt durch eine ältere Anlage eines Hautzahnes eines Selachier-Embryos.** *e* Epidermis; *e*[1] unterste Schicht kubischer Epidermiszellen; *sch* Schleimzellen; *lh*[1] aus Bindegewebslamellen zusammengesetzter Teil der Lederhaut; *lh*[2] oberflächliche Schicht der Lederhaut; *zp* Zahnpapille; *o* Odontoblasten; *zb* Zahnbein; *s* Schmelz; *sm* Schmelzmembran; *bm* Basalmembran. Nach O. Hertwig.

und mit seiner Spitze schließlich den Epidermisüberzug durchbricht. Der Zahn gewinnt zuletzt noch eine bessere Befestigung in der Lederhaut dadurch, daß sich Kalksalze an der Fläche, wo das Zahnbein nach unten aufhört, in den oberflächlichen Bindegewebsschichten (lh^2) ablagern

und eine Art von Bindegewebsknochen, das Zahnzement, hervorrufen.

Somit baut sich der fertige Zahn aus drei verkalkten Geweben auf, die aus drei besonderen Anlagen hervorgehen. Das Zahnbein nimmt aus der Odontoblastenschicht der Zahnpapille (Mesenchym), der Schmelz nimmt aus der epithelialen Schmelzmembran (äußeres Keimblatt) und das Zement nimmt aus dem Bindegewebe der Umgebung durch direkte Verknöcherung seinen Ursprung. Außerdem enthält der fertige Zahn in seinem Innern eine Höhle, die von einem blutgefäßreichen Bindegewebe (Pulpa), dem Rest der Papille, ausgefüllt wird. Die Schmelzmembran geht, wenn sie ihre Aufgabe erfüllt hat, zugrunde, indem bei der Abscheidung ihre Zylinderzellen immer niedriger und schließlich zu platten Schüppchen werden, die später abgestoßen werden.

Von dem eben beschriebenen, einfachen Bildungsmodus weichen bei den Selachiern die Zähne, welche, an den Kieferrändern gelegen, zur Nahrungszerkleinerung dienen, in einem wichtigen Punkte ab; sie nehmen nicht auf der freien Fläche der Schleimhaut, sondern mehr in der Tiefe ihren Ursprung (Fig. 410). Die zahnbildende Strecke

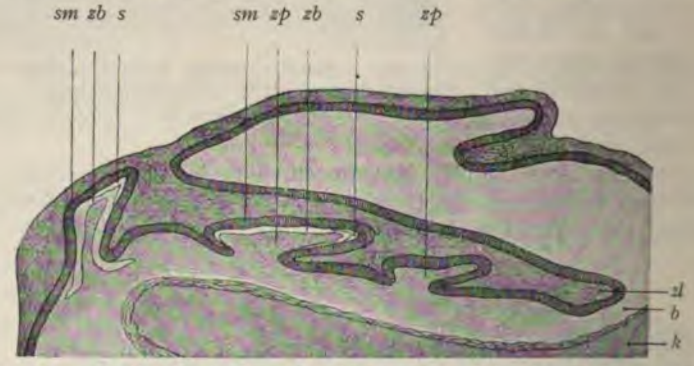


Fig. 410. **Querschnitt durch den Unterkiefer eines Selachier-Embryos mit Zahnanlagen.** *k* Unterkieferknorpel; *zl* Zahnleiste; *zp* Zahnpapille; *zb* Zahnbein; *s* Schmelz; *sm* Schmelzmembran; *b* bindegewebiger Teil der Schleimhaut. Nach O. Hertwig.

des Epithels der Mundschleimhaut hat sich als eine Leiste an der Innenfläche der Kieferbogen in das unterliegende, lockere Bindegewebe weit hineingesenkt (*zl*) und stellt jetzt ein besonderes, von seiner Umgebung unterscheidbares Organ, die Zahnleiste, vor. Der wichtige Unterschied wird dadurch bedingt, daß bei der Entwicklung der Kieferzähne lebhaftere Wucherungsprozesse stattfinden, einmal weil die Kieferzähne viel größer als die Hautzähne sind, dann weil sie rascher abgenutzt werden und daher auch durch Ersatzzähne rascher ergänzt werden müssen. Wie wir nun beim Studium der tierischen Formbildung schon oft zu beobachten Gelegenheit hatten, treten Teile von Epithelmembranen, wenn sie lebhafter wuchern, aus ihrer Umgebung heraus und falten sich entweder nach außen oder nach innen ein.

An der Zahnleiste selbst ist der Bildungsprozeß der Zähne derselbe wie auf der freien Hautoberfläche. An ihrer dem Kieferknorpel (*k*) zugewandten, äußeren Seite entwickeln sich zahlreiche, neben und hintereinander gelegene Papillen (*zp*), die wie die

Hautpapillen in die Epidermis, so in das eingestülpte Epithel hineinwachsen. Dadurch entstehen in der Tiefe der Schleimhaut mehrere Zahnreihen; von ihnen eilen die vordersten in der Entwicklung den tiefer gelegenen voraus und brechen zuerst aus der Schleimhaut hervor, um in Funktion zu treten; nach erfolgter Abnutzung werden sie abgestoßen und durch die hinter ihnen gelegenen, etwas später entwickelten und daher jüngeren Ersatzzähne verdrängt.

Ein Zahnwechsel findet bei den Selachiern, sowie überhaupt bei den niederen Wirbeltieren während ihrer ganzen Lebensdauer statt; er ist ein unbeschränkter, indem in der Tiefe der Zahnleiste sich immer wieder neue Papillen anlegen (polyphyodont). Im Gegensatz hierzu ist der Zahnwechsel bei den höheren Wirbeltieren ein beschränkter und findet bei den meisten Säugetieren überhaupt nur einmal statt. Es werden an der Leiste hintereinander zwei Anlagen gebildet (diphyodont), eine für die Milchzähne und eine zweite für die bleibenden Zähne.

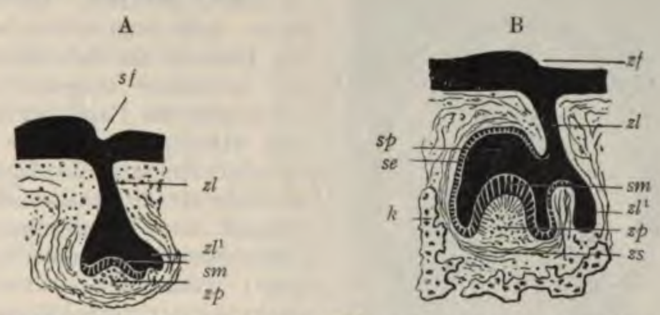


Fig. 411 A, B. **Zwei Stadien in der Entwicklung der Zähne der Säugetiere.** Schematische Durchschnitte. *zf* Zahnfurche; *zl* Zahnleiste; *zl*¹ unterster Teil der Zahnleiste, an welchem sich die Anlagen der Ersatzzähne bilden; *zp* Zahnpapille; *sm* Schmelzmembran; *sp* Schmelzpulpa; *se* äußeres Epithel des Schmelzorganes; *zs* Zahnsäckchen; *k* knöcherne Zahnalveole. Nach O. Hertwig.

Beim Menschen beginnt die Zahnentwicklung schon im 2. Monat des Embryonallebens. Vom Epithel der Mundhöhle senkt sich am Ober- und Unterkieferbogen, wie auch bei anderen Säugetier-Embryonen (Fig. 411), eine Leiste (*zl*) (der Schmelzkeim älterer Autoren) in das zellenreiche, embryonale Bindegewebe hinein. Der Ort, von dem aus sie in die Tiefe geht (Fig. 411 A u. B), wird äußerlich durch eine Rinne, welche dem Kieferbogen parallel verläuft, durch die Zahnfurche (*zf*), gekennzeichnet.

Anfangs ist die Zahnleiste überall gleichmäßig dünn und mit glatter Oberfläche gegen ihre Umgebung abgesetzt. Von einzelnen Zahnanlagen ist auf Durchschnitten noch nichts zu sehen. Dann beginnen an der nach außen gewandten Seite der Leiste an einzelnen Stellen die Epithelzellen zu wuchern und in regelmäßigen Abständen voneinander so viele Verdickungen zu erzeugen, als Zähne entstehen sollen (Fig. 411 A). Beim Menschen, dem 20 Milchzähne zukommen, beträgt ihre Anzahl je 10 im Ober- und Unterkiefer. Die Verdickungen nehmen nun Kolbenform an (Fig. 411 B) und lösen sich (beim Menschen von der 14. Woche an) nach und nach von der Außenfläche der Epithelleiste (*zl*) ab, mit Ausnahme des Kolbenhalses, welcher mit ihr in einiger Entfernung von ihrer Kante in Zusammenhang bleibt. Da die Epithel-

wucherungen mit der Abscheidung des Schmelzes in Beziehung stehen, haben sie den Namen der Schmelzorgane erhalten.

Inzwischen sind auch von seiten des Bindegewebes die ersten zur Zahnbildung hinführenden Schritte geschehen (Fig. 411 A u. B). An der Basis jedes Schmelzorganes geraten die Bindegewebszellen in lebhafte Wucherung und erzeugen eine dem späteren Zahn entsprechend geformte Papille (*zp*). Diese wächst, wie die Papille eines Hautzahnes in die Epidermis, in das Schmelzorgan hinein, welches dadurch die Form einer Kappe annimmt. Nach Röse, welcher die Zahnentwicklung beim Menschen an Serienschnitten methodisch untersucht hat, bilden sich die Papillen bei 10 Wochen alten Embryonen von 3,2 cm Länge, und zwar dringen sie nicht vom tiefsten Punkt aus, sondern mehr seitlich in die einzelnen Schmelzorgane hinein.

Fig. 412. **Durchschnitt durch die Zahnleiste, das Schmelzorgan und die Zahnpapille eines Schweine-Embryos.** Photogramm von einem Präparat des anat.-biol. Instituts. *zl* Zahnleiste; *sp* Schmelzpulpa; *zl*[1] unterster Teil der Zahnleiste, an welchem sich die Anlagen der Ersatzzähne bilden; *sm* Schmelzmembran; *zp* Zahnpapille. Nach O. Hertwig.

Darauf differenzieren sich in beiden Anlagen, soweit sie aneinandergrenzen, die besonderen Schichten, von welchen die Bildung des Zahnbeines und des Schmelzes ausgeht: auf der Oberfläche der Papille (Fig. 411 B und 412 *zp*) nehmen die Zellen Spindelform an und legen sich zu einer Art Epithelschicht, der Schicht der Zahnbildungszellen (Membrana eboris oder Elfenbeinhaut), zusammen. Von seiten des kappenartigen Schmelzorganes wandelt sich die unterste Lage der Zellen, welche an die Papille unmittelbar angrenzt, zu sehr langen Zylindern um und wird zur Schmelzmembran (*sm*) (Membrana adamantina). Diese wird an der Basis der Papille allmählich niedriger und geht in eine Lage mehr kubischer Elemente (Fig. 411 B *se*) über, welche die Oberfläche der Kappe gegen das Bindegewebe der Umgebung abgrenzt. Zwischen beiden Zellenlagen (dem äußeren und dem inneren Epithel Köllikers) gehen die übrigen Epithelzellen eine eigentümliche Metamorphose ein und liefern eine Art Gallertgewebe, die Schmelzpulpa (*sp*); sie scheiden nämlich eine schleim- und eiweißreiche Flüssigkeit zwischen sich aus und werden selbst zu sternförmigen Zellen, die durch Ausläufer zu einem feinen Netz untereinander verbunden sind. Die Schmelzpulpa ist im 5.—6. Monat am reichlichsten entwickelt und nimmt dann bis zur Geburt in demselben Maße wieder ab, als sich die Zähne vergrößern.

Das die ganze Anlage umhüllende Bindegewebe enthält reichliche Blutgefäße, von denen auch Sprosse in die Papille hineindringen; es grenzt sich von der Umgebung etwas ab und wird als Zahnsäckchen unterschieden (Fig. 411 B *zs*).

Die weichen Zahnanlagen vergrößern sich bis zum 5. Monat der Embryonalentwicklung und nehmen hierbei die besondere Form der Zähne an, die aus ihnen hervorgehen sollen, der Schneide-, der Eck-, der Backzähne. Dann erst beginnt die Verknöcherung in derselben Weise wie bei den Hautzähnen (Fig. 413). Es wird von den Odontoblasten (*o*) oder Elfenbeinzellen ein Zahnbeinkäppchen (*zb*) ausgeschieden, welches gleichzeitig von seiten der Schmelzmembran (*sm*) einen dünnen Überzug von Schmelz (*s*) erhält; hierauf lagern sich auf die ersten Schichten immer neue ab, bis die Zahnkrone fertig ist. Unter dem Druck derselben atrophiert die Schmelzpulpa (*sp*), die beim Neugeborenen nur noch einen dünnen Überzug bildet. Die Papille (*zp*) wandelt sich in ein gallertiges, Blutgefäße (*g*) und Nerven enthaltendes Bindegewebe um und füllt also sogenannte Pulpa die Zahnhöhle aus. Je größer die ganze Anlage wird, um so mehr hebt sie das die Kieferränder überziehende Zahnfleisch in die Höhe und verdünnt es allmählich. Schließlich bricht der junge Zahn beim Neugeborenen durch und streift dabei den atrophisch gewordenen Rest des Schmelzorganes von seiner Oberfläche ab.

Fig. 413. **Durchschnitt durch die Zahnanlage eines jungen Hundes.** *k* knöcherne Zahnalveole; *zp* Zahnpapille; *g* Blutgefäß; *o* Odontoblastenschicht (Elfenbeinmembran); *zb* Zahnbein; *s* Schmelz; *sm* Schmelzmembran; *zs* Zahnsäckchen; *sp* Schmelzpulpa. Nach O. Hertwig.

Jetzt ist auch die Zeit gekommen, in welcher die dritte feste Zahnsubstanz, das die Wurzel einhüllende Zement, entsteht. Soweit nämlich das Elfenbein keinen Überzug von Schmelz empfangen hat, beginnt das angrenzende Bindegewebe des Zahnsäckchens (*zs*), nachdem der Durchbruch der Zähne erfolgt ist, zu verknöchern und ein echtes, an Sharpeyschen Fasern reiches Knochengewebe zu liefern, welches zur festeren Verbindung der Zahnwurzel mit ihrer bindegewebigen Umgebung beiträgt.

Der Durchbruch der Milchzähne erfolgt gewöhnlich in der zweiten Hälfte des 1. Lebensjahres mit einer gewissen Regelmäßigkeit. Zuerst brechen die inneren Schneidezähne des Unterkiefers im 6.—8. Monat durch; hierauf folgen nach einigen Wochen diejenigen des Oberkiefers nach. Die äußeren Schneidezähne erscheinen im 7.—9. Monat, und zwar im Unterkiefer auch wieder etwas früher als im Oberkiefer. Meist zu Anfang des 2. Lebensjahres kommen die vorderen Backzähne hervor, zuerst die des Unterkiefers; hierauf werden die Lücken in den beiden Zahnreihen ausgefüllt, indem in der Mitte des 2. Jahres die Eckzähne

das Zahnfleisch durchbrechen. Zuletzt erfolgt der Durchbruch der hinteren Backzähne, der sich bis ins 3. Lebensjahr verzögern kann.

Außerordentlich frühzeitig erscheinen die Anlagen der Ersatzzähne neben denen der Milchzähne. Sie nehmen, nach den Angaben von RÖSE, von der 17. Woche an gleichfalls von der Epithelleiste ihren Ursprung. Diese nämlich ist von der Stelle an, wo sich die Schmelzorgane der Milchzähne von ihr abgelöst haben und nur durch einen Epithelstrang, den Hals, in Verbindung geblieben sind, noch weiter in die Tiefe gewachsen (Fig. 411 A und B; 412 zl^1). Hier treten alsbald nahe der Kante der Leiste (Fig. 414 sm^2, zp^2) abermals kolbenförmige Epithelwucherungen und Zahnpapillen auf, die nach innen von den Säckchen der Milchzähne gelegen sind. Außerdem entwickeln sich die Schmelzorgane der hinteren Backzähne (der Molarzähne), welche keinem Wechsel unterworfen sind, sondern überhaupt nur einmal angelegt werden, am rechten und linken Ende der beiden Epithelleisten, die sich seitlich immer weiter ausdehnen. In der 17. Woche legt sich der erste Molarzahn, im 6. Monat nach der Geburt der zweite an. Der Weisheitszahn entsteht durch Einstülpung einer Papille in das verdickte Leistenende durchschnittlich erst im 5. Lebensjahre (RÖSE).

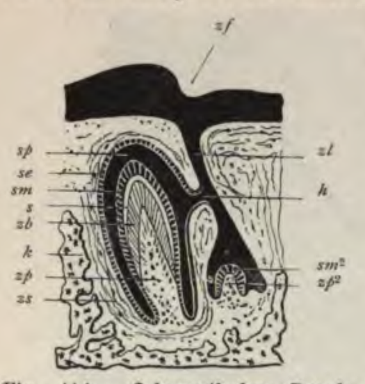


Fig. 414. **Schematischer Durchschnitt zur Entwicklung der Milchzähne und der bleibenden Zähne der Säugetiere.** Drittes an Fig. 411 A und B sich anschließendes Stadium. *zf* Zahnfurche; *zl* Zahnleiste; *k* knöcherne Zahnalveole; *h* Hals, durch welchen das Schmelzorgan des Milchzahnes mit der Zahnleiste *zl* zusammenhängt; *zp* Zahnpapille; zp^2 Zahnpapille des bleibenden Zahnes; *zb* Zahnbein; *s* Schmelz; *sm* Schmelzmembran; sm^2 Schmelzmembran des bleibenden Zahnes; *sp* Schmelzpulpa; *se* äußeres Epithel des Schmelzorganes; *zs* Zahnsäckchen. Nach O. HERTWIG.

Die Epithelleiste, an welcher somit alle Milch- und bleibenden Zähne nacheinander ihren Ursprung genommen haben, wird von der 17. Woche an durch Wucherungen des Bindegewebes, zunächst im Bereiche der Schneidezähne, hier und da durchbrochen und allmählich in eine siebartig durchlöcherte Platte umgewandelt (RÖSE).

Die Verknöcherung der zweiten Zahngeneration nimmt etwas vor der Geburt ihren Anfang. Es verknöchern die ersten großen Backzähne, worauf im 1. und 2. Lebensjahre die Schneidezähne, Eckzähne usw. nachfolgen. Im 6. Lebensjahre sind daher gleichzeitig 48 verknöcherte Zähne, und zwar 20 Milchzähne und 28 bleibende Zahnkronen, sowie 4 noch zellige Anlagen der Weisheitszähne im Ober- und Unterkiefer enthalten.

Im 7. Lebensjahre beginnt gewöhnlich der Zahnwechsel. Er wird dadurch eingeleitet, daß unter dem Druck der heranwachsenden neuen Generation die Wurzeln der Milchzähne einer Zerstörung und Aufsaugung anheimfallen. Man erhält hier genau dieselben Bilder wie beim Schwund des Knochengewebes, worüber die eingehenden Untersuchungen KÖLLIKERS vorliegen. Es entstehen an den Zahnwurzeln die bekannten HOWSHIPschen Grübchen, in welche große, vielkernige Zellen, die Osteoklasten oder Knochenzerstörer, eingebettet sind. Die Zahnkronen werden gelockert, indem sie den Zusammenhang mit den tieferen Bindegewebsschichten verlieren. Schließ-

lich werden sie dadurch, daß die bleibenden Zähne unter Ausbildung ihrer Wurzeln aus den Kieferhöhlen hervorbrechen, in die Höhe gehoben und zum Ausfall gebracht.

Die bleibenden Zähne treten gewöhnlich in folgender Ordnung auf. Zuerst erscheinen im 7. Jahre die ersten Molares, 1 Jahr später die unteren mittleren Schneidezähne, welchen die oberen

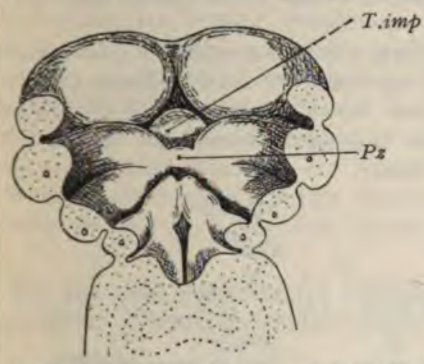


Fig. 415. **Mundboden eines menschlichen Embryos.** Nach His. *T.imp* Tuberculum impar; *Pz* kopularer Teil der Zungenanlage.



Fig. 416. **Zunge eines menschlichen Embryos von ca. 20 mm Nackenlänge.** Nach His, Menschliche Embryonen.

ein wenig später nachfolgen; im 9. Jahre brechen die seitlichen Schneidezähne durch, im 10. Jahre die ersten Praemolares, im 11. die zweiten Praemolares. Dann erst kommen im 12. und 13. Jahre die Eckzähne und die zweiten Molares zum Vorschein. Der Durchbruch der dritten Molares oder der Weisheitszähne unterliegt vielen Schwankungen, er kann im 17. Jahre erfolgen, sich aber auch bis zum 30. verzögern. Zuweilen erhalten die Weisheitszähne überhaupt keine vollständige Ausbildung, so daß auch das Hervorbrechen ganz unterbleibt.

2. Die **Zunge** entsteht nach den Untersuchungen von His bei menschlichen Embryonen aus einer vorderen und einer hinteren Anlage (Fig. 415 *T.imp.* u. *Pz*).

Die vordere Anlage erscheint sehr frühzeitig als ein kleiner unpaarer Höcker (Tuberculum impar, His) an dem Boden der Mundhöhle in dem von den Unterkieferwülsten umfaßten Raum. Sie wird zum Körper und zur Spitze der Zunge, indem sie bald beträchtlich in die Breite wächst und sich mit ihrem vorderen Rand frei über den Unterkiefer hervorschiebt. Auf ihr erheben sich am Anfang des 3. Monats (His, Kölliker, Hintze) bereits schon einzelne Papillen.



Fig. 417. **Zunge eines menschlichen Fötus vom 6. Monat.** Nach W. His.

Die hintere Anlage (*Pz*) geht in die von Papillen freie, dagegen mit Balgdrüsen reichlich versehene Zungenwurzel über. Sie entwickelt sich aus zwei Wülsten in der Gegend, wo der zweite und dritte Schlundbogen in der Medianebene zusammentreffen.

Vordere und hintere Zungenanlage vereinigen sich auf einem etwas weiter vorgerückten Stadium (Fig. 416) in einer nach vorn offenen,

V-förmigen Furche, die sich lange Zeit erhält. Wo die beiden Schenkel des V zusammenstoßen, findet sich eine tiefe Grube, das Foramen coecum, welches von His mit der Entstehung der gleich zu besprechenden Schilddrüse in Beziehung gesetzt wird.

An der Grenze der vorderen und hinteren Zungenanlage entwickeln sich dicht vor der V-förmigen Furche die umwallten Papillen, welche auf der Zunge eines menschlichen Fötus im 6. Monat (Fig. 417) schon deutlich wahrzunehmen sind.

Die Balgdrüsen der Zunge entstehen bei menschlichen Embryonen des 8. Monats (Fig. 418). In der Umgebung der Ausführgänge (*a*) einzelner Schleimdrüsen wandern aus den Venen Leukocyten in allmählich steigender Menge (*L*) in das fibrilläre Bindegewebe ein und verwandeln es in retikuläre Bindesubstanz (Stöhr).

Fig. 418. Fig. 419.

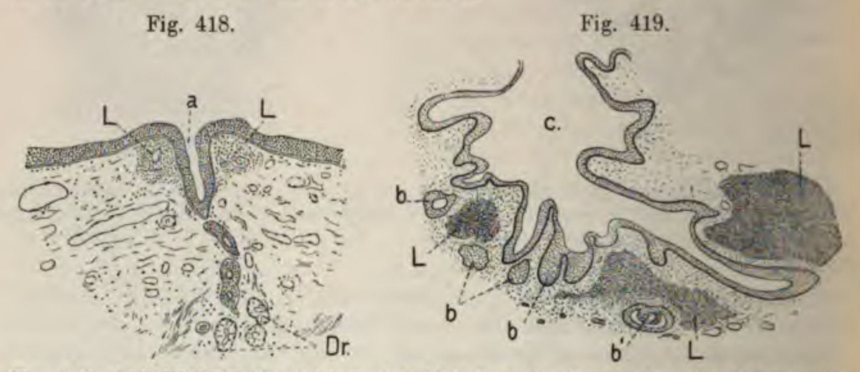


Fig. 418. **Schnitt durch die Anlage einer Balgdrüse des Zungengrundes eines menschlichen Fötus von 8 Monaten.** Nach Stöhr (aus Göppert). *a* Ausführungsgang einer Schleimdrüse; *L* Beginn lymphatischer Infiltration in der Umgebung des Ausführungsganges; *Dr.* Drüse.

Fig. 419. **Schnitt durch die Mitte der Tonsillenanlage eines menschlichen Fötus aus dem 5. Monat.** Nach Stöhr (aus Göppert). *C* Tonsillentasche; *b* solide Sprosse derselben, *b'* Beginn der Lumenbildung in einem Seitensproß unter Bildung einer Hornkugel; *L* lymphatische Infiltration.

3. Die Anlage der Gaumentonsille **(Tonsilla palatina)** läßt sich schon bei menschlichen Embryonen am Anfang des 3. Monats in einer kleinen Vertiefung, dem Sinus tonsillaris, erkennen. Zwischen zweitem und drittem Schlundbogen gelegen und von einer Fortsetzung der Mundhöhlenschleimhaut ausgekleidet, entspricht sie der zweiten inneren Schlundtasche. Vom 4. Monat an treibt das Epithel der Tonsillentasche (Fig. 419) zuerst hohle, später auch solide Sprossen (*b*), die sich erst nachträglich aushöhlen (*b'*), in das unterliegende fibrilläre Bindegewebe hinein. Gleichzeitig dringen in dieses Leukocyten aus den Blutgefäßen und beginnen es in der Umgebung der epithelialen Hohlräume diffus zu infiltrieren (*L*). Erst nach der Geburt, im Verlauf des 1. Lebensjahres, kommt es dann zu einzelnen dichteren Ansammlungen von Leukocyten und zur Sonderung wahrer Follikel (Stöhr).

Nach Retterer, dessen Darstellung indessen von Stöhr bestritten wird, sollen sich von den Epithelsprossen einzelne Partien ablösen, und von den Leukocyten in ähnlicher Weise wie bei der Entwicklung der Thymus durchwachsen werden, so daß ein Mischgewebe (angiotheliales Gewebe) von teils epithelialem, teils bindegewebigem Ursprung zustande kommt.

4. Die **Rachentonsille** (Tonsilla pharyngea) beginnt sich beim Menschen im 6. Fötalmonat auszubilden. Es wird zu dieser Zeit ein Abschnitt der hinteren Rachenwand, dessen Schleimhaut in kleine Falten gelegt ist, von Lymphzellen diffus infiltriert. Später dehnt sich die Infiltration noch weiter nach oben aus und zieht eine daselbst sehr häufig und früh auftretende kleine Tasche der Schleimhaut, die Bursa pharyngea, in ihren Bereich. Unter noch stärkerer Wulstung der Schleimhaut im letzten Fötalmonat und im 1. Lebensjahre sondern sich einzelne Follikel- oder Sekundärknötchen in der lymphatischen Infiltration schärfer ab, besonders in der Umgebung der Ausführgänge von Schleimdrüsen, die auch hier nicht fehlen.

5. Die **Speicheldrüsen** sind bereits schon im 2. Monat nachweisbar. Zuerst erscheint die Anlage der Glandula submaxillaris bei 6 Wochen alten menschlichen Embryonen (Chievitz), später die Gl. Parotis in der 8. Woche und zuletzt die Gl. sublingualis.

B. Die aus dem Schlunddarm entstehenden Organe: Schilddrüse, postbranchialer Körper, Epithelkörperchen, Thymus, Kehlkopf und Lunge.

Aus dem von den Schlundspalten durchbrochenen Teil des Darmkanals nehmen zahlreiche drüsige Organe ihren Ursprung. Entweder entstehen sie direkt aus dem Epithel der Darmwand, wie die Schilddrüse, der postbranchiale Körper und die Lunge, oder sie leiten sich vom Epithel der Schlundspalten her, wie die Thymus und die sogenannten „Epithelkörperchen" (Maurer).

Ihre Lage behalten diese verschiedenen Gebilde teils dauernd in der Halsgegend bei, oder sie rücken weiter nach hinten in die Brusthöhle hinein. Wir besprechen sie in der oben in der Überschrift angegebenen Reihenfolge.

1. Die Schilddrüse

findet sich bei allen Klassen der Wirbeltiere an der vorderen Fläche des Halses. Sie ist ein Organ sehr alten Ursprunges, da sie zu der Hypobranchialrinne des Amphioxus und der Tunicaten genetische Beziehungen darbietet. Wie namentlich durch die Untersuchungen von W. Müller nachgewiesen worden ist, entwickelt sich die Schilddrüse als eine unpaare Anlage, als eine kleine Ausstülpung des Epithels der vorderen Schlundwand in der Medianebene und in der Gegend des zweiten Schlundbogens (Fig. 420). Sie löst sich darauf vollständig von ihrer Ursprungsstätte ab und verwandelt sich entweder in einen soliden, kugeligen Körper (Selachier, Teleostier, Amphibien usw.) oder in ein mit enger Höhle versehenes Epithelbläschen (Vögel, Säugetiere, Mensch usw.). Dieses büßt später seinen Hohlraum gleichfalls ein.

Beim Menschen steht die Entwicklung des unpaaren Teiles der Schilddrüse, wie His in seinen Untersuchungen menschlicher Embryonen berichtet, in Beziehung zur Bildung der Zungenwurzel (Fig. 415 und 416). Die schon früher beschriebenen, in der Gegend des zweiten und dritten Viszeralbogens am Boden der Schlundhöhle gelegenen Wülste, welche sich zur Zungenwurzel in der Medianebene vereinigen, umgrenzen eine tiefe Bucht, welche der Ausstülpung des Rachenepithels der übrigen Wirbeltiere gleichwertig ist. Durch weiteres Zusammenrücken der Wülste schließt sich die Bucht zu einer Epithelblase, welche noch längere Zeit

durch einen engen Gang, den Ductus thyreoglossus, mit der Zungenoberfläche in Verbindung bleibt.

Die weitere Entwicklung der Schilddrüse vollzieht sich bei allen Wirbeltieren in sehr ähnlicher Weise; sie läßt zwei Stadien unterscheiden.

Auf dem ersten Stadium wächst die Gesamtanlage in zahlreiche zylindrische Stränge aus, die wieder seitliche Knospen treiben (Fig. 421). Indem sich diese untereinander verbinden, entsteht ein Netzwerk, in dessen Lücken sich Gefäßsprossen mit embryonalem Bindegewebe ausbreiten. Beim Hühnchen findet man die Schilddrüse auf diesem Stadium am 9. Tage der Bebrütung, bei Kaninchenembryonen, wenn sie etwa 16 Tage alt sind, beim Menschen im 2. Monat.

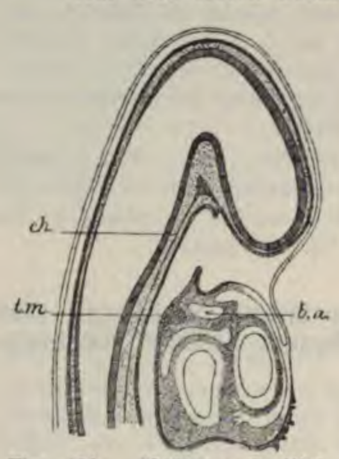


Fig. 420. **Medianer Sagittalschnitt durch den Kopf eines Kaninchenembryos am 9. Tage.** Nach VERDUN (aus MAURER). *tm* Schilddrüse; *ch* Chorda; *ba* Bulbus arteriosus.

Auf dem zweiten Stadium zerfällt das Netzwerk der Epithelbalken in die für die Schilddrüse charakteristischen Follikel. Es erhalten die Balken ein enges Lumen, um welches die zylindrischen Epithelzellen regelmäßig angeordnet sind. Dann bilden sich an ihnen in kleinen Abständen voneinander Erweiterungen aus, die durch leichte Einschnürungen getrennt sind (Fig. 422). Indem diese tiefer werden, zerfällt schließlich das gesamte Netzwerk der Stränge in zahlreiche kleine, hohle Epithelbläschen oder Follikel, die durch ein gefäßreiches, embrynonales Bindegewebe voneinander getrennt sind. Später vergrößern sich die Follikel, namentlich beim Menschen, dadurch, daß von den Epithelzellen kolloide Substanz in beträchtlicher Menge in den Hohlraum ausgeschieden wird. „Die Kolloidbildung beginnt bei Säugetieren ziemlich spät, gegen Ende der Embryonalentwicklung, oft erst nach der Geburt" (MAURER).

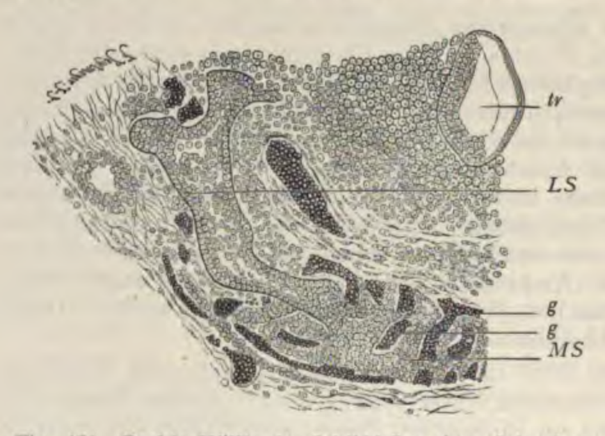


Fig. 421. **Rechte Hälfte der Schilddrüse eines Schweine-Embryos von 22,5 mm Scheitelsteißlänge.** Nach BORN. Vergr. 80fach. Die laterale (*LS*) und mediane (*MS*) Partie der Schilddrüse; *g* Blutgefäße; *tr* Trachea.

Für die menschliche Schilddrüse dürften noch einige weitere Detailangaben, die wir HIS verdanken, von Interesse sein. Es erklären sich nämlich aus der Entwicklung einige seltenere anatomische Befunde, wie der Ductus lingualis, der Ductus thyreoideus,

die Glandula suprahyoidea und praehyoidea. Wie schon erwähnt wurde, hängt beim Menschen die Schilddrüsenanlage mit der Zungenwurzel zusammen durch den Ductus thyreoglossus. Derselbe verlängert sich, wenn die Schilddrüse von ihrem Ursprung weg weiter nach abwärts rückt, zu einem feinen, epithelialen Gang, dessen Ausmündungsstelle dauernd als Foramen coecum an der Zungenwurzel sichtbar bleibt. Die übrige Strecke bildet sich in der Regel zurück, bleibt aber ab und zu in einzelnen Teilen auch dauernd erhalten. So verlängert sich zuweilen das Foramen coecum in einen 2½ cm langen, zum Zungenbeinkörper führenden Kanal (Ductus lingualis). In anderen Fällen geht der mittlere Teil der Schilddrüse nach oben in ein Horn über, das sich bis zum Zungenbein in ein Rohr fortsetzt (Ductus thyreoideus). Endlich sind nach HIS wohl auch als Reste des Ductus thyreoglossus die in der Umgebung des Zungenbeines zuweilen zu beobachtenden Drüsenbläschen zu deuten, die Nebenschilddrüsen, wie die Glandula supra- und praehyoidea.



Fig. 422. **Schnitt durch die Schilddrüse eines Schaf-Embryos von 6 cm.** Nach W. MÜLLER. *sch* schlauchförmige Drüsenanlagen; *f* in Bildung begriffene Drüsen-Follikel; *b* interstitielles Bindegewebe mit Blutgefäßen (*g*).

2. Der postbranchiale Körper.

Bei Embryonen verschiedener Haie und Rochen hat VAN BEMMELEN hinter den letzten Schlundbogen gewöhnlich auf jeder Seite noch eine taschenartige Ausstülpung der seitlichen Schlundwand beobachtet (Fig. 425 *p*). Aus ihr geht späterhin durch Abschnürung ein Bläschen hervor, das sich in ähnlicher Weise wie die Schilddrüse weiter entwickelt. Denn es treibt reichliche Epithelsprossen, die später durch Bindegewebe voneinander getrennt werden und sich in einen Haufen von Bläschen umwandeln. Da das so entstandene, drüsige Organ dem Herzen dicht anliegt, hat es VAN BEMMELEN den Supraperikardialkörper genannt.

Mit Ausnahme der Cyclostomen und Teleostier sind ähnliche Gebilde auch in anderen Klassen der Wirbeltiere, bei Amphibien, Reptilien (Fig. 423 *p*), Vögeln (Fig. 424 *p*), bei Säugetieren und beim Menschen (Fig. 429 *ub. K.*) nachgewiesen worden und da sie auch hier, wie bei den Haien, immer hinter der letzten Schlundspalte, mag diese nun die vierte, fünfte oder sechste sein, ihren Ursprung nehmen, so hat MAURER alle diese Organe unter dem Namen der „postbranchialen Körper" zusammengefaßt. MAURER tritt zugleich mit dieser Bezeichnung der Hypothese VAN BEMMELENS entgegen, daß die taschenförmige Anlage des Supraperikardialkörpers der Selachier sich vielleicht von einer rudimentären, nicht mehr zum Durchbruch gelangenden Schlundspalte ableiten lasse; denn aus dem Ursprungsort in den verschiedenen Klassen der Wirbeltiere scheint sich ihm das Organ als etwas von der Rückbildung der Kiemenspalten Unabhängiges und somit als etwas von diesen überhaupt Verschiedenes zu erkennen zu geben.

Bei Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren entwickelt sich aus der postbranchialen Ausstülpung ein Bläschen, gewöhnlich auf beiden Halsseiten, bei manchen Arten aber nur auf einer Seite. Schließlich bildet sich aus ihm ein Haufen epithelialer Stränge und kugeliger Bläschen, in denen zuweilen (Ente) Flimmern beobachtet wurden. Kolloid entsteht in ihnen, wie MAURER ausdrücklich hervorhebt, mit Ausnahme einiger Säugetiere, niemals; es ist hierdurch ein bemerkenswerter Unterschied gegenüber dem Schilddrüsengewebe gegeben.

Hinsichtlich der definitiven Lage der postbranchialen Körper bestehen Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Wirbeltierklassen. Während bei den Selachiern die Supraperikardialkörper dicht am Herzen liegen, rücken sie bei den Amphibien, Reptilien und Vögeln mehr oder minder in die Nähe der Schilddrüse und werden auch häufig daher als Nebenschilddrüsen bezeichnet (Fig. 426 A u. B, *p*). Bei den Säugetieren (Schwein, Schaf, Kalb, Kaninchen) und dem Menschen schließlich hat die Annäherung, wie zuerst von BORN genau festgestellt worden ist, zu einer vollständigen Verschmelzung der drei Organe geführt (Fig. 426 C *sd* und *p*). Sie bilden zusammen einen hufeisenförmigen, den Kehlkopf umgreifenden Körper. Dabei ist zu berücksichtigen, daß die postbranchialen Körperchen im Vergleich zur Schilddrüse zur Zeit ihrer Verschmelzung nur sehr kleine Knötchen darstellen. In welcher Weise an der Zusammensetzung des ausgebildeten Organes die drei Anlagen beteiligt sind, ist noch eine strittige Frage. Vorläufig schreibt KASTSCHENKO den seitlichen Anlagen keine große Bedeutung für die Entwicklung der Gesamtmasse der Schilddrüse zu, und ebenso nimmt jetzt HIS für den Menschen an, daß die Seitenlappen der Schilddrüse nur zum Teil aus den seitlichen Anlagen, zum anderen Teil noch aus der mittleren Anlage hervorgehen. VERDUN, welcher das Thema zuletzt genauer untersucht hat, läßt die Schilddrüse bei den Säugetieren und beim Menschen nur aus der medianen Anlage entstehen und die postbranchialen Körper sich zurückbilden. Doch kann dieser Angabe entgegengehalten werden, daß die Reste postbranchialer Herkunft in der Masse des Schilddrüsengewebes nur übersehen worden sind; man kann hierbei auf die von MAURER bei einem niederen Säugetier, einem Vertreter der Monotremen, Echidna, gewonnenen Befunde sich berufen. Hier bleiben die postbranchialen Körper erhalten und sind auch später mit Sicherheit nachzuweisen, da sie, wie bei den Vögeln und Reptilien, zwar in der Nähe der Schilddrüse liegen, aber durch einen Abstand von ihr getrennt sind. Bei Echidna wird von den Epithelbläschen sogar Kolloid abgeschieden, was nach MAURERs Angabe bei niederen Wirbeltieren niemals der Fall ist.

Durch den Umstand, daß bei den Säugetieren die postbranchialen Körper in ihrem Bau dem Schilddrüsengewebe gleichen und sich mit ihm verbinden, ist STIEDA, welcher zuerst die Verhältnisse entdeckt hat, veranlaßt worden, für die Schilddrüse einen gemischten Ursprung aus einer unpaaren und einer paarigen Anlage anzunehmen. Ihm haben sich BORN, HIS, KASTSCHENKO, DE MEURON, PRENANT u. a. angeschlossen. Auch ich habe in früheren Auflagen des Lehrbuches, den angeführten Untersuchungen Rechnung tragend, in der Entwicklung der Schilddrüse eine unpaare und eine paarige Anlage unterschieden. Wenn ich jetzt hiervon zurückgekommen bin, so habe ich mich von der Erwägung leiten lassen, welche MAURER in den Satz zusammenfaßt: „Nach unseren

heutigen Wissen müssen wir sagen, daß der postbranchiale Körper bei allen niederen Wirbeltieren, mag er paarig oder nur einseitig ausgebildet sein, erstens niemals Kolloid ausbildet, und zweitens sich niemals mit der vorderen Schilddrüsenanlage verbindet.“ MAURER hält daher beide für verschiedene Organe, die sich bei den Säugetieren nur dicht zusammenfügen.

3. Die Epithelkörperchen.

Unter obigem Namen bezeichnet MAURER Epithelreste, die beim dauernden Verschluß der Kiemenspalten erhalten bleiben. Aus ihnen entstehen kleine Haufen von Epithelsträngen und Kugeln, die meist kompakt bleiben und nur selten, wie bei den Vögeln, eine Höhlung erhalten. Nach MAURER wird von ihnen niemals kolloide Substanz sezerniert, so daß ihr Bau nicht mit dem der Schilddrüse verglichen werden darf.

Gewöhnlich sind es die dritten und vierten Kiemenspalten, aus deren dorsalen Enden sich die Epithelkörperchen entwickeln (Fig. 423 bis 424 e^1 u. e^2, Fig. 429 *Ep III*, *Ep IV*). Nachdem diese zuerst von

Fig. 423. Fig. 424.

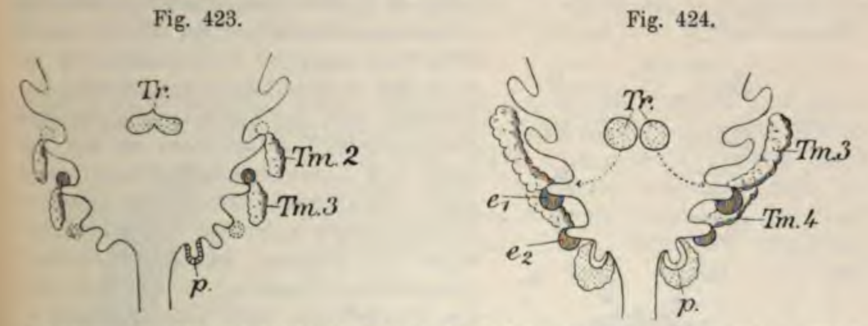


Fig. 423 u. 424. **Schema der Schlundspaltenderivate von Lacerta** nach VAN BEMMELEN **und vom Huhn** nach VERDUN aus MAURER. *Tr* Schilddrüse; *Tm* Thymus; *e* Epithelkörperchen; *p* postbranchialer Körper.

MAURER bei Amphibien beobachtet und mit einem eigenen Namen unterschieden worden sind, wurden sie später auch bei Reptilien (Fig. 423), Vögeln (Fig. 424), Säugetieren und beim Menschen (Fig. 429 *Ep III*, *Ep IV*) nachgewiesen. Bei den Fischen, deren Kiemenspalten offen bleiben, fehlen sie. Bei Säugetieren und beim Menschen (Fig. 429) werden sie unter verschiedenen Namen beschrieben: von SANDSTRÖM als Glandulae parathyroideae, von GLEY als glandules thyroidiennes usw.; in ihrer Lage schließen sie sich der Schilddrüse (*Tr*) und der Thymus (*Tm*) an. Wegen genauerer Angaben hierüber sei auf die zusammenfassende Darstellung von MAURER verwiesen.

Von einigen Forschern wird auch die Carotidendrüse zu der Reihe der hier beschriebenen Organe gezählt, von anderer Seite dagegen zu dem System der phäochromen Körperchen gerechnet, bei welchen sie auch in diesem Lehrbuch noch kurz beschrieben werden sollen.

4. Die Thymus

war mehrere Jahre hindurch ein bevorzugter Gegenstand vergleichender, entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen geworden, nachdem

STIEDA und KÖLLIKER die interessante Entdeckung gemacht hatten, daß sie ihre Entstehung aus dem Epithel einer Schlundspalte nimmt. Diese Entdeckung ist seitdem bestätigt und dabei noch dahin erweitert worden, daß auch bei solchen Tieren, die dauernd durch Kiemen atmen, sich eine Thymus aus Epithelstrecken der offenen und in Gebrauch befindlichen Kiemenspalten entwickelt.

Betrachten wir zunächst das ursprüngliche Verhältnis bei den Fischen. Wie uns DOHRN, MAURER und DE MEURON berichtet haben, hat die Thymus der Selachier (Fig. 425 *th*) und der Knochenfische einen vielfältigen Ursprung und leitet sich aus einzelnen soliden Epithelwucherungen her, die an den dorsalen Enden aller Kiemenspalten stattfinden, und zwar in stärkerem Maße an den vorderen als an den nach hinten gelegenen. Bei den Knochenfischen verschmelzen die einzelnen Anlagen frühzeitig, noch ehe sie sich von ihrem Mutterboden abgeschnürt haben, zu einem über dem Ansatz der Kiemenbogen gelegenen, spindelförmigen Organ, das ebenso wie bei den Selachiern später selbständig wird. Einen eigentümlichen histologischen Charakter gewinnt die ursprünglich epitheliale Bildung dadurch, daß sie von bindegewebigen Elementen durchwachsen wird. Erstens wandern Lymphzellen in großer Menge zwischen die Epithelzellen ein in ähnlicher Weise, wie es STÖHR als häufiges Vorkommnis im Bereich der Schleimhäute beschrieben hat. Zweitens wird die Epithelwucherung von Bindegewebe, in welchem es zur Bildung von Lymphfollikeln kommt, nach allen Richtungen durchsetzt und in kleine Partien aufgelöst. Hierdurch gewinnt die Thymus das Aussehen eines lymphoiden Organes, in welchem sich die Epithelreste zum Teil nur noch in sehr kleinen, kugeligen Partien als HASSALLsche Körperchen erhalten. Auf einem noch späteren Entwicklungsstadium entstehen im Organ unregelmäßige, mit molekularen Körnchen erfüllte Höhlen durch Zerfall von Lymphzellen und durch eine hier und da stattfindende Einschmelzung des retikulären Bindegewebes.

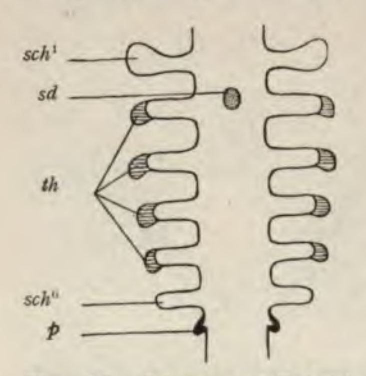


Fig. 425. **Schema zur Entwicklung der Thymus, der Schilddrüse und der postbranchialen Körper und ihrer Beziehungen zu den Schlundtaschen von einem Haiembryo.** Nach DE MEURON. *sch*[1], *sch*[6] 1. und 6. Schlundtasche; *th* Anlage der Thymus; *sd* Schilddrüse; *p* postbranchialer Körper.

Bei den höheren, lungenatmenden Wirbeltieren leitet sich die Thymus entweder vom Epithel von zwei bis drei Spalten oder nur vom Epithel der dritten sich schließenden Schlundspalte her. Ersteres ist bei den Reptilien (Fig. 423 *Tm*) und Vögeln (Fig. 424 *Tm*), letzteres bei Säugetieren und Mensch (Fig. 429 *Thym*) der Fall. Bei Reptilien und Vögeln verschmelzen die beiden Anlagen frühzeitig auf jeder Seite der Luftröhre zu einem länglichen Gewebsstreifen, welcher bei jenen kürzer (Fig. 426 A, *th*), bei diesen sehr langgestreckt ist (Fig. 426 B, *th*).

Bei den Säugetieren trägt hauptsächlich die dritte Schlundspalte zur Bildung der Thymus bei. Nach KÖLLIKER, BORN, PRENANT soll sie sogar allein in Frage kommen, während DE MEURON, KASTSCHENKO und HIS eine nur in nebensächlichem Detail abweichende Darstellung geben.

Die weiteren Veränderungen der Thymusanlage bei den Säugetieren und beim Menschen lassen sich kurz dahin zusammenfassen: Der von der dritten Schlundtasche aus gebildete Thymusschlauch

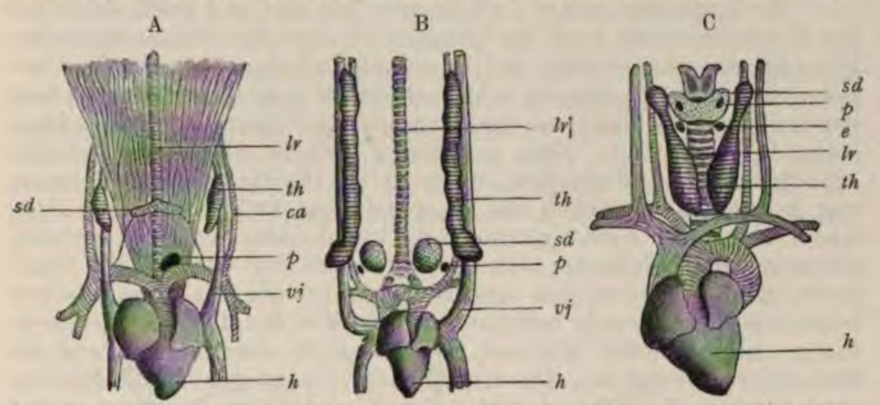


Fig. 426. **Halbschematische Abbildungen zur Veranschaulichung der definitiven Lage von Thymus, Schilddrüse und der postbranchialen Körper am Hals der Eidechse** A, **des Huhnes** B, **des Kalbes** C. Nach DE MEURON. *sd* Schilddrüse; *p* postbranchialer Körper; *th* Thymus; *e* Epithelkörperchen; *lr* Luftröhre; *h* Herz; *vj* Vena jugularis; *ca* Carotis.

schließt nur einen sehr engen Hohlraum ein, besitzt dagegen eine ziemlich dicke, aus vielen länglichen Epithelzellen zusammengesetzte Wandung (Fig. 427). Er wächst alsdann nach abwärts dem Herzbeutel entgegen und beginnt an seinem unteren Ende nach Art einer traubenförmigen Drüse zahlreiche rundliche



Fig. 427. **Thymus eines Kaninchenembryos von 16 Tagen.** Vergrößert. Nach KÖLLIKER. *a* Thymuskanal; *b* oberes, *c* unteres Ende des Organes.

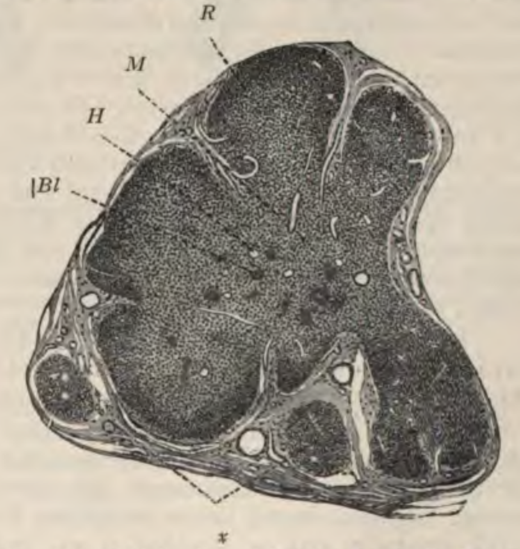


Fig. 428. **Stück eines Schnittes durch die Thymus eines 5monatlichen, menschlichen Fötus.** Nach STÖHR. *R* Rindensubstanz; *M* Marksubstanz; *H* HASSALLsche Körperchen; *Bl* Blutgefäße; *x* Schrägschnitte durch Läppchen.

Seitenäste zu treiben (*c*). (Kölliker.) Diese sind vom Anfang ihrer Entstehung an solid, während der am Hals gelegene, schlauchartige T il (*a*) immer noch einen engen Hohlraum erkennen läßt.

Die Sprossung dauert noch längere Zeit fort und greift dabei auf das entgegengesetzte Ende des ursprünglich einfachen Drüsenschlauches über, bis das ganze Organ den ihm eigentümlichen, lappigen Bau angenommen hat. Gleichzeitig geht auch eine histologische Metamorphose vor sich, welche aber von den einzelnen Forschern in verschiedener Weise beurteilt wird. Nach der älteren Ansicht wachsen lymphoides Bindegewebe und Blutgefäße in die dicken Epithelwandungen hinein und vernichten allmählich das einer acinösen Drüse gleichende Aussehen. Mehr oder minder gewinnen die lymphoiden, aus der Umgebung abstammenden Elemente beim Größerwerden des Organes die Oberhand; die Epithelreste sind schließlich nur noch in den Hassallschen konzentrischen Körpern aufzufinden, wie Maurer für Knochenfische nachgewiesen und His wohl mit Recht auch für den Menschen und die Säugetiere vermutet hat. Die ursprünglich vorhandene, von der Einstülpung herrührende Höhlung geht verloren, und dafür erscheinen später neue, wohl durch Erweichung des Gewebes entstehende, unregelmäßige Hohlraumbildungen. Nach neueren Untersuchungen (Stöhr, Prenant, Hammar, Maximow usw.) geht frühzeitig das Epithelgewebe Umwandlungen ein, durch welche die Thymus nun eine gewisse Ähnlichkeit mit lymphoiden Organen gewinnt. Schon vom 4. Fötalmonat an (bei menschlichen Föten von 42 mm Länge) kann man eine dunklere Rinden- und eine hellere Marksubstanz am Durchschnitt durch ein Thymusläppchen unterscheiden. Die Rinde (Fig. 428) besteht aus einem Netz sternförmig gewordener Epithelzellen, „in dessen Maschen viele, sehr protoplasmaarme, kleine Epithelzellen liegen, die Lymphocyten täuschend ähnlich sehen" und Veranlassung zu der oben erwähnten älteren Ansicht gegeben haben, daß von außen her in das Thymusgewebe zahlreiche Lymphkörperchen einwandern sollen. — Die Marksubstanz ist von der Rinde nicht scharf abgegrenzt, aber von ihr durch hellere Färbung unterschieden und aus ähnlichen Zellen zusammengesetzt. In ihr entstehen außerdem vom 5. Fötalmonat an (bei Föten von 65—70 mm Länge) die „Hassallschen Körperchen", Gruppen von abgeplatteten Epithelzellen, die konzentrisch geschichtet und nach innen zu verhornt sind (Fig. 428 *H*). Ihre Anzahl nimmt bis zur Geburt beständig zu. Frühzeitig wachsen Blutgefäße mit zartem Bindegewebe in die Rinden- und Marksubstanz hinein. Auch eine Einwanderung von Leukocyten findet, allerdings nur in geringer Menge, statt.

Das weitere Schicksal der Thymus beim Menschen läßt zwei Perioden, eine der fortschreitenden und eine der rückschreitenden Entwicklung, erkennen.

Die erste Periode reicht etwa bis in das 2. Lebensjahr hinein. Die Thymus der linken und rechten Seite rücken bei ihrer Vergrößerung in der Medianebene dicht zusammen und verschmelzen hier zu einem unpaaren, lappigen Organ, dessen doppelter Ursprung sich nur noch dadurch kundgibt, daß es gewöhnlich aus zwei durch Bindegewebe getrennten Seitenhälften zusammengesetzt ist. Es liegt vor dem Herzbeutel und vor den großen Gefäßen hinter dem Brustbein und verlängert sich oft nach oben in zwei Hörner, die bis zur Schilddrüse reichen.

Die zweite Periode zeigt uns das Organ in rückschreitender Metamorphose, die meist zu einem vollständigen Schwund führt, worüber das Nähere in den Lehrbüchern der Gewebelehre nachzulesen ist.

Zum Schluß dieses Abschnittes gibt das nebenstehende Schema (Fig. 429), das sich dem Gedächtnis leicht einprägen wird, noch eine anschauliche Übersicht von den zahlreichen drüsigen Organen, die sich vom Schlundspaltengebiet herleiten und daher auch als branchiogene zusammengefaßt worden sind. Es zeigt uns in der Medianebene die unpaare Anlage der Schilddrüse mit dem Ductus thyreoglossus (*D. th.-gl.*),

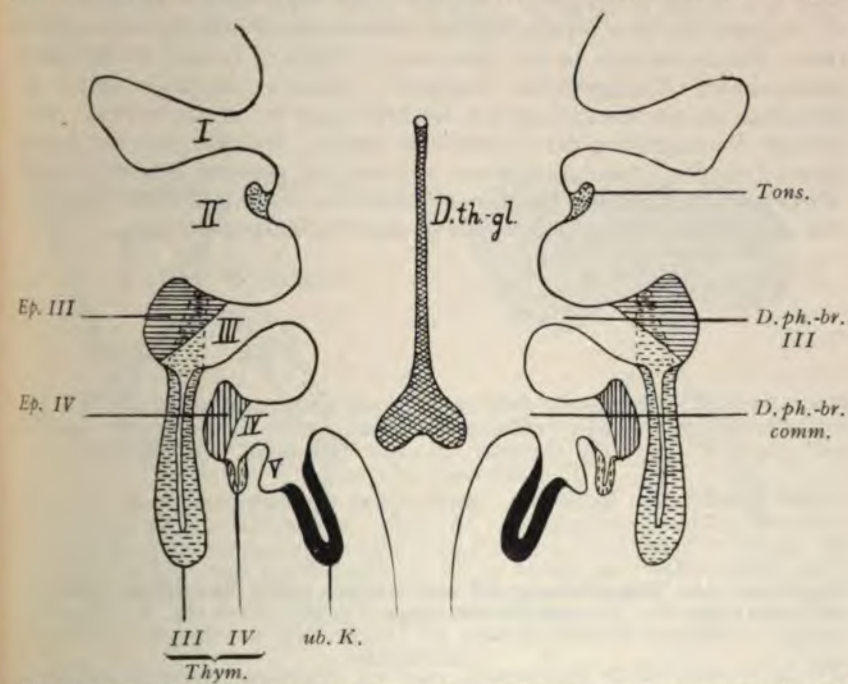


Fig. 429. **Schema der dem Schlundspaltengebiet angehörigen (branchiogenen) Organe beim Menschen.** Nach GROSCHUFF, KOHN und GROSSER. *D.ph.-br.III* Ductus pharyngo-branchialis der dritten Schlundtasche; *D.ph.-br.comm.* Ductus pharyngo-branchialis communis der vierten und fünften Schlundtasche; *D.th.-gl.* Ductus thyreoglossus; *Ep.III* und *IV* Epithelkörperchen der dritten und vierten Schlundtasche; *Thym.III* und *IV* Thymusanlage der dritten und vierten Schlundtasche; *Tons.* Tonsille; *ub.K.* postbranchialer Körper.

die von der dritten Schlundspalte abstammenden, langen paarigen Thymusschläuche (*Thym. III* u. *IV*), die paarigen postbranchialen Körperchen der fünften Schlundspalte (*ub. K.*), das Ursprungsgebiet der Tonsillen (*Tons.*) am dorsalen Ende der zweiten Schlundspalte, endlich die unscheinbaren Epithelkörperchen der dritten und vierten Spalte (*Ep. III* u. *Ep. IV*).

5. Lunge und Kehlkopf.

Die Lunge mit ihren Ausführwegen (Kehlkopf und Luftröhre) entwickelt sich aus dem Schlunddarm, einer gelappten Drüse ver-

gleichbar, in einer, wie es scheint, für alle amnioten Wirbeltiere ziemlich übereinstimmenden Weise. In geringer Entfernung hinter der unpaaren Schilddrüsenanlage entsteht an der ventralen Seite des Schlunddarmes eine Rinne, welche an ihrem proximalen Ende ein wenig ausgeweitet ist. Beim Hühnerembryo wird sie schon am Anfang des 3. Tages, beim Kaninchen am 10. Tage nach der Befruchtung und beim menschlichen Embryo von 3,2 mm Länge bemerkbar. Wenn dieser die Länge von 5 mm erreicht hat, ist die Lungenrinne in zweifacher Weise weiter entwickelt (Fig. 430). Einmal hat sie sich (*Lr*) durch zwei seitliche Leisten von dem oberen Abschnitt des Darmrohres abgesetzt, wodurch die erste Andeutung einer Sonderung in Speise- und Luftröhre gegeben ist; zweitens sind aus ihrem erweiterten hinteren Ende zwei kleine Schläuche (*L*), die Anlagen der beiden Lungenflügel, nach beiden Seiten hervorgewachsen (beim Hühnerembryo in der Mitte des 3. Tages). In eine dicke Schicht embryonalen Bindegewebes eingehüllt, grenzen sie nach hinten unmittelbar an die Herzanlage an, seitlich ragen sie in die vordere, spaltförmige Verlängerung der Leibeshöhle hinein. Hiermit sind die wesentlichen Teile des Atmungsapparates angelegt; sie gleichen bei den amnioten Wirbeltieren auf diesem Stadium den einfachen Sackbildungen, als welche uns die Lungen bei den Amphibien dauernd entgegentreten.

Fig. 430. Fig. 431.

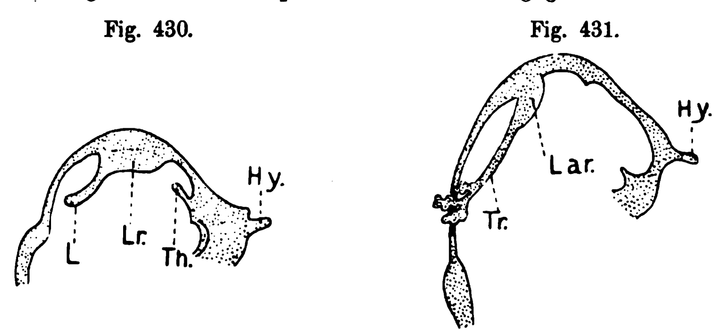


Fig. 430 u. 431. **Eingeweiderohr mit Lungenanlage zweier menschlicher Embryonen von 5 mm Länge** (Fig. 430) **und 12,5 mm Länge** (Fig. 431). Nach His. *Hy* Hypophysisanlage; *L* primäres Lungensäckchen; *Lr* Lungenrinne; *Lar* Larynx; *Tr* Trachea; *Th* Thyreoidea.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung (Fig. 430) trennen sich die durch einen Spalt kommunizierenden Anlagen von Luftröhre (*Lr*) und Speiseröhre durch eine Abschnürung, die von hinten, wo die Lungenbläschen hervorgesproßt sind, beginnt und allmählich nach vorn fortschreitet. Hier unterbleibt die Abschnürung an der Stelle, die zum Eingang des Kehlkopfes (Fig. 431 *Lar*) wird. Dieser läßt sich beim Menschen am Ende der 5. Woche als eine Anschwellung am Anfang der Luftröhrenanlage unterscheiden. Auch prägt sich bereits die Epiglottis (Fig. 432 *Ep*) als eine quergestellte Falte ventralwärts am Kehlkopfeingang mit Deutlichkeit aus. Die Kehlkopfknorpel werden in der 8.—9. Woche nachweisbar. Von diesen entsteht der Schildknorpel nach vergleichend-anatomischen Untersuchungen von Dubois durch Verschmelzung eines vierten und fünften Schlundbogens, während Ring und Stellknorpel, sowie die Halbringe der Luftröhre selbständige Verknorpelungen in der Schleimhaut sind. Vorübergehend verschwindet die Höhlung im Kehlkopf, indem sich die Epithelwände fest aneinander legen und verkleben (Roth).

In der Umwandlung der primitiven Lungenschläuche sind zwei Stadien beim Menschen und bei den Säugetieren zu unterscheiden.

Das erste Stadium beginnt damit, daß sich der Schlauch verlängert und am Ursprung aus der Luftröhre verdünnt, am anderen Ende dagegen erweitert. Dabei treibt er nach Art einer alveolären Drüse [beim Menschen vom Ende des 1. Monats an (His)] hohle Ausstülpungen, welche in die dicke Bindegewebshülle hineinwachsen und sich an ihrem blinden Ende wieder zu Bläschen erweitern. Die erste Sprossenbildung ist auf beiden Seiten eine unsymmetrische (Fig. 433), indem der linke Lungenschlauch zwei, der rechte drei knospenartige Auftreibungen liefert. Hiermit ist von Anfang an ein wichtiges Verhältnis in der Architektur der Lunge festgestellt, nämlich die Sonderung des rechten Flügels in drei, des linken in zwei Hauptlappen.

Fig. 432. Fig. 433.

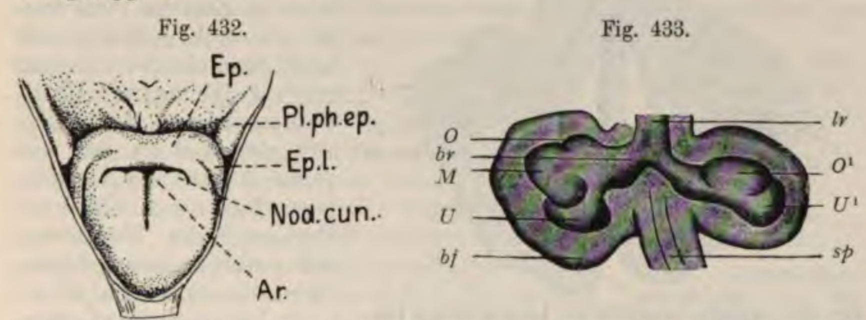


Fig. 432. **Kehlkopfeingang eines 40—42 Tage alten menschlichen Embryos.** Nach Kallius. *Ar* der Spitze des Arytänoids entsprechender Wulst; *Ep* Epiglottisfalte; *Ep.l.* Seitenteile der Epiglottis; *Nod.cun.* Nodulus Wrisbergii; *Pl.ph.ep* Plica pharyngo-epiglottica.

Fig. 433. **Konstruktionsbild der Lungenanlage von einem menschlichen Embryo** (*Pr* His) **von 10 mm Nackenlänge.** Nach His. *lr* Luftröhre; *br* rechter Bronchus; *sp* Speiseröhre; *bf* bindegewebige Hülle und Serosa (Brustfell), in welche die epitheliale Lungenanlage hineinwächst; *O*, *M*, *U* Anlage des rechten oberen, mittleren und unteren Lungenlappens; O^1, U^1 Anlage des oberen und des unteren Lappens von der linken Lunge.

Die weitere Sprossung ist eine ausgeprägt dichotome (Fig. 397 u. 434). Sie geschieht in der Weise, daß jedes Endbläschen (primitives Lungenbläschen), welches anfangs kugelig ist, sich an seiner der Anheftung gegenüber liegenden Wand abplattet und einschnürt (*lb*). So spaltet es sich gleichsam in zwei neue Lungenbläschen, die sich dann weiter in einen längeren Stiel (Seitenbronchus) und eine kugelige Erweiterung sondern. Indem sich ein derartiger Sprossungsprozeß noch längere Zeit, beim Menschen bis in den 6. Monat, fortsetzt, entsteht ein kompliziertes Kanalsystem, der Bronchialbaum, der links und rechts mit einem Hauptbronchus in die Luftröhre einmündet und an seinen immer feiner werdenden Endzweigen mit kolbenförmigen Erweiterungen, den primitiven Lungenbläschen, besetzt ist. Diese sind zuerst nur an der Oberfläche des Lungenflügels gelegen, während das Kanalwerk die Mitte einnimmt.

Während der Sprossung rücken die an Volum sich vergrößernden Lungen weiter nach abwärts in die Brusthöhlen hinein und kommen dabei mehr und mehr links und rechts vom Herzen zu liegen. Beim Hineinwachsen in die Brusthöhlen treiben sie die seröse Auskleidung

derselben vor sich her und erhalten auf diese Weise ihren Brustfellüberzug (die Pleura pulmonalis oder das viszerale Blatt der Pleura).

Auf dem zweiten Stadium nimmt das bis jetzt nach dem Typus einer traubenförmigen Drüse gebaute Organ die charakteristische Lungenstruktur an. Die Umbildung beginnt beim Menschen, wie KÖLLIKER angibt, im 6. Monat und findet im letzten Monat der Schwangerschaft ihren Abschluß. Es entstehen jetzt an den feinen Endröhrchen des Bronchialbaumes, den Alveolargängen, sowie an ihren endständigen, blasenartigen Erweiterungen dicht beieinander sehr zahlreiche, kleine Aussackungen. Dieselben schnüren sich aber im Unterschied zu früher von der Ursprungsstelle nicht ab, sondern kommunizieren durch weite Öffnungen und stellen so die Luftzellen oder Lungenalveolen dar. Ihre Größe ist beim Embryo eine drei- bis viermal geringere als beim Erwachsenen; hieraus schließt KÖLLIKER, daß die Volumzunahme der Lunge von der Geburt bis zur vollen Ausbildung des Körpers einzig und allein auf Rechnung des Wachstums der embryonal angelegten Elemente zu setzen sei.



Fig. 434. **Konstruktionsbild der Lungenanlage von einem älteren menschlichen Embryo** (N HIS). Nach HIS. Vergr. 50 fach. *Ap* Arteria pulmonalis; *lr* Luftröhre; *sp* Speiseröhre; *lb* Lungenbläschen in Teilung; *O* rechter oberer Lungenlappen mit zuführendem, eparteriellem Bronchus; *M*, *U* rechter mittlerer und unterer Lungenlappen; O^1 linker oberer Lungenlappen mit zuführendem, hyparteriellem Bronchus; U^1 linker unterer Lungenlappen.

Die epitheliale Auskleidung der Lunge bildet sich in den einzelnen Abschnitten während der Entwicklung in verschiedener Weise um. Im gesamten Bronchialbaum nehmen die Epithelzellen an Höhe zu, gewinnen teils eine zylindrische, teils eine kubische Form und bedecken sich vom 4. Monat an (KÖLLIKER) auf ihrer freien Oberfläche mit Flimmern. In den Lungenbläschen dagegen platten sich die nur in einer Schicht angeordneten Zellen mehr und mehr ab und werden beim Erwachsenen so dünn, daß man früher das Vorhandensein eines Epithelüberzuges ganz in Abrede stellte. Sie nehmen dann eine ähnliche Beschaffenheit wie Endothelzellen an; wie bei diesen sind ihre gegenseitigen Grenzen nur nach Behandlung mit dünnen Silberlösungen nachzuweisen.

C. Die aus der Wand von Magen und Darm entstehenden Organe. Leber und Pankreas. Kleinere Drüsen. Follikel und Zotten.

1. Die Leber.

In dem Abschnitt, der über die Leber handelt, ist nicht nur auf die Entwicklung des Drüsenparenchyms, sondern auch der verschiedenen Leberbänder, wie des kleinen Netzes, des Ligamentum suspensorium usw., einzugehen; mit diesen ist sogar zu beginnen, da sie sich von einem Gebilde herleiten, welches entwicklungsgeschichtlich älter

als die Leber ist, nämlich von einem ventralen Mesenterium oder Darmgekröse. Ein solches sollte man im Hinblick auf die paarige Entstehung der Leibeshöhle in der ganzen Länge des Darmkanales an seiner ventralen Seite in derselben Weise wie an seiner Rückenseite entwickelt finden. Anstatt dessen trifft man es nur am vorderen Abschnitt des Darmkanales an einer Strecke, welche vom Schlund bis zum Ende des Zwölffingerdarmes reicht.

Eine besondere Bedeutung gewinnt das ventrale Mesenterium noch dadurch, daß in sein Gewebe mehrere ansehnliche Organe eingebettet werden; nach vorn das Herz mit den das Blut zu ihm zurückführenden Gefäßen, mit dem Endstück der Venae omphalomesentericae und der Vena umbilicalis, unmittelbar dahinter die Leber mit ihrem Ausführungsgang und ihren Gefäßen.

Der Teil, welcher während eines früheren Entwicklungsstadiums das Herz einschließt, heißt Mesocardium anterius und posterius oder Herzgekröse; er wird uns später bei Betrachtung der Herzentwicklung weiter beschäftigen. Der sich nach hinten anschließende Abschnitt (Fig. 435) mag, da er von der kleinen Kurvatur des Magens und dem Duodenum (*du*) zur vorderen Rumpfwand ausgeht, als vorderes Magen- und Duodenalgekröse oder unter einer umfassenderen Bezeichnung als vorderes Darmgekröse (*lhd*+*ls*) besonders unterschieden werden. Zu ihm verlaufen in der vorderen Bauchwand und von der Seite her die weiten Venae omphalomesentericae, um in den Venensinus des Herzens einzumünden. Sie erzeugen dabei eine in die Leibeshöhle weit vorspringende Falte, die senkrecht zum ventralen Darmgekröse steht, das wichtige Septum transversum, mit welchem wir uns im 19. Kapitel bei der Entwicklung des Zwerchfelles noch eingehender beschäftigen werden. Auf diese Weise kommt eine zellenreiche Gewebsmasse zustande, welche sich zwischen Bauchwand und die genannten Darmabschnitte hineinschiebt; sie ist von KÖLLIKER an Durchschnitten von Kaninchenembryonen als Leberwulst, von HIS als Vorleber beschrieben worden. Soweit bei den Wirbeltieren ein vorderes Darmgekröse entwickelt ist, erscheint die Leibeshöhle auch später als eine paarige Bildung.



Fig. 435. **Schema (Querschnittsbild) zur Veranschaulichung der ursprünglichen Lageverhältnisse des Duodenum, des Pankreas und der Leber und des zu ihnen gehörigen Bandapparates.** *HR* hintere Rumpfwand; *du* Duodenum; *p* Pankreas; *l* Leber; *dms* dorsales Mesenterium; *lhd* Ligamentum hepato-duodenale, *ls* Ligamentum suspensorium hepatis. Nach O. HERTWIG.

Dies zeigt uns deutlich der Querschnitt durch einen Selachierembryo (Fig. 436). In dem bindegewebigen Mesenterium, das von der Aorta (*ao*) bis zur vorderen Rumpfwand reicht, ist das Duodenum (*du*) eingeschlossen und läßt dorsalwärts das Pankreas (*pan*) und ventralwärts die Leber (*hp.d*) aus seiner Wand hervorsprossen.

Im vorderen Darmgekröse beginnt sich die Leber schon sehr frühzeitig nach einem Schema zu entwickeln, welches in der Reihe der Wirbeltiere nur einige unwesentliche Modifikationen zeigt. Unsere Kenntnis hiervon ist im Anschluß an die älteren Arbeiten von REMAK, GÖTTE, HIS, HOFFMANN, KÖLLIKER, in den letzten Jahren durch FELIX, HAMMAR, LAGUESSE, STÖHR, GÖPPERT, besonders aber durch BRACHET, und SWAEN wesentlich gefördert worden. Überall bildet sich zuerst

als primitive Leberanlage an der ventralen Wand des Duodenum eine longitudinale, rinnenförmige Ausbuchtung, welche in das ventrale Mesenterium eindringt und nach vorn fast bis an den Sinus venosus des Herzens heranreicht (Fig. 386 *l*). In dieser einfachsten Form erhält

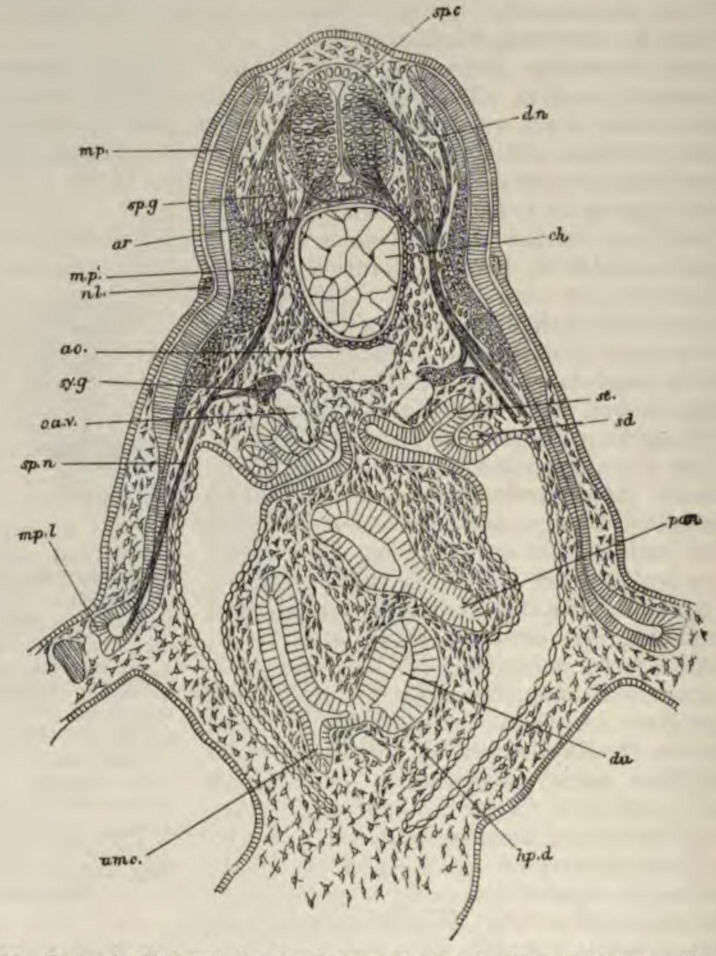


Fig. 436. **Querschnitt durch den Vorderrumpf eines Scyllium-Embryos.** Nach BALFOUR. Zwischen der dorsalen Rumpfwand und der Bauchwand, an welcher der Ansatz vom Stiel des Dottersackes getroffen ist, spannt sich ein breites, zellenreiches Mesenterium aus und trennt die Leibeshöhle vollständig in eine linke und eine rechte Hälfte. Im Mesenterium ist zweimal das Duodenum (*du*) getroffen, welches nach oben die Anlage des Pankreas (*span*), nach unten die Anlage der Leber (*hpd*) abgibt. Ferner sieht man die Abgangsstelle des Dotterganges (*umc*) vom Duodenum; *spc* Rückenmark; *spg* Ganglien der hinteren Wurzel; *ar* vordere Wurzel; *dn* dorsalwärts verlaufender, von der hinteren Wurzel entspringender Ast; *mp* Muskelplatte; *mp*[1] der bereits in Muskeln umgewandelte Teil derselben; *mpl* ein Teil der Muskelplatte, aus dem die Muskeln der Extremitäten hervorgehen; *nl* Nervus lateralis; *ao* Aorta; *ch* Chorda; *syg* Sympathicusganglion; *cav* Kardinalvene; *spn* Spinalnerv; *sd* Segmentalgang (Urnierengang) *st* Segmentalrohr (Urnierenkanälchen).

sich die Leber dauernd beim Amphioxus lanceolatus, bei welchem sie unmittelbar hinter der Kiemenregion als Anhang des Darmkanales aufzufinden ist.

An der primitiven Leberanlage kann man bald, wie die schönen Untersuchungen von BRACHET ergeben haben, einen vorderen und einen hinteren Abschnitt als Pars hepatica und Pars cystica voneinander unterscheiden. Der erste liefert durch Wucherungen seiner Wand das Parenchym der Leberzellen, der zweite dagegen wird zu der Gallenblase und ihrem Ausführungsgang. Beide beginnen sich voneinander dadurch deutlicher zu sondern, daß sie als Schläuche aus der rinnenförmigen Ausbuchtung hervorwachsen. Hierbei sind bei den Vögeln, den Säugetieren und dem Menschen, auf welche ich hier allein eingehen will, einige geringfügige Modifikationen zu beobachten. Beim Hühnerembryo treten die zwei Schläuche (Fig. 437 *l*) (kranialer und kaudaler Lebergang von FELIX) am 3. Tage der Bebrütung in ansehnlicher Länge hintereinander auf, wuchern in die breite Zellenmasse des ventralen Magengekröses hinein, wenden sich, der eine mehr nach vorn und links, der andere mehr nach hinten und rechts, und umfassen dabei von oben her die zum Herzen verlaufende Vena omphalomesenterica. Etwas abweichend davon ist der Hergang bei den Säugetieren. Nach den Beobachtungen von KÖLLIKER legt sich bei Kaninchenembryonen von 10 Tagen zuerst der vordere, primitive Leberschlauch an, zu welchem sich dann noch eine kleinere hintere (kaudale) Ausbuchtung nach Ablauf eines Tages hinzugesellt. Auch bei menschlichen Embryonen von 4 mm Länge hat SWAEN als primitive Leberanlage eine Rinne an der Darmwand nachgewiesen, an welcher zuerst die Pars hepatica zu einem längeren Schlauch hervorwächst, dann

Fig. 437.

Fig. 438.

Fig. 437. **Schematische Darstellung des Darmkanales eines Hühnerembryos vom 4. Tage.** Nach GÖTTE. Die schwarze Linie bezeichnet das innere Keimblatt, die Schattierung in ihrer Umgebung das Darmfaserblatt. *lg* Lunge; *St* Magen; *p* Pankreas; *l* Leber.

Fig. 438. **Durchschnitt durch die Leberanlage eines Hühnerembryos am 6. Tage der Bebrütung.** Schwach vergrößert. *lc* Netzwerk der Leberzylinder; *lc*¹ Leberzylinder quergeschnitten; *g* Blutgefäße; *gw* Gefäßwand (Endothel); *bl* Blutkörperchen; *bf* Bauchfellüberzug der Leber.

einige Zeit später auch die Pars cystica als kleinere Ausbuchtung bemerkbar wird (Fig. 401 *Lbg*).

Im weiteren Fortgang der Entwicklung scheidet sich die als primitive Leberanlage oben beschriebene Rinne von vorn und von hinten von der Darmwand ab und wandelt sich in einen breiten, kurzen Stiel, den Ductus choledochus, um. Mit ihm bleibt die vordere Anlage, welche zur eigentlichen Leber wird (der kraniale Lebergang), durch den Ductus hepaticus, die hintere Anlage, welche die Gallenblase liefert, durch den Ductus cysticus in Verbindung. Indem der Ductus choledochus später stark in die Länge wächst, entfernt sich die Leber weiter von ihrer Ursprungsstätte. — Das Leberparenchym entwickelt sich allein aus dem kranialen Lebergang nach Art einer verzweigten, tubulösen Drüse, welche dadurch, daß die Drüsenschläuche sich frühzeitig zu einem engen Netz verbinden, einen besonderen Charakter aufgeprägt erhält. Aus der Wand des Leberganges wachsen zahlreiche Knospen hervor, die bei einigen Wirbeltieren (Amphibien, Selachier) gleich von Anfang an hohl, bei anderen (Vögel, Säugetiere, Mensch) solid sind. Eingebettet in die embryonale Bindesubstanz des vorderen Darmgekröses, wachsen sie hier zu hohlen Röhren, dort zu soliden Zylindern aus. Dieselben bedecken sich auch ihrerseits alsbald mit entsprechenden seitlichen Fortsätzen und so fort. Indem diese einander entgegenwachsen und, wo sie sich treffen, verschmelzen, entsteht ein dichtes Netzwerk hohler Drüsenkanälchen oder solider Leberzylinder (Fig. 438 *lc*) in der gemeinsamen, bindegewebigen Grundlage.

Gleichzeitig mit dem epithelialen Netzwerk bildet sich in seinen Lücken ein Netzwerk von Blutgefäßen (*g*). Aus der Vena omphalomesenterica, die, wie schon oben bemerkt wurde, dem Leberschlauch anliegt, wachsen zahlreiche Sprossen hervor und verbinden sich untereinander, indem sie Seitenäste treiben, in entsprechender Weise wie die Leberzylinder.

SEDGWICK MINOT ist stark geneigt, mit SHORE anzunehmen, daß das Netzwerk der Leberzylinder sich in der Weise bildet, daß das Epithel des primären Leberschlauches sich durch Wucherung stark verdickt, und daß die so entstehende solide Epithelmasse durch die eindringenden Blutgefäße zerklüftet wird.

In diesem Zustand findet man die Leber beim Hühnerembryo am 6. Tage. Sie ist jetzt schon zu einem ziemlich voluminösen Organ geworden, welches ebenso wie bei den Säugetieren und dem Menschen am ventralen Mesenterium einen in die linke und einen in die rechte Leibeshöhle vorspringenden Wulst erzeugt (Fig. 435 *l*).

Eine weitere Massenzunahme der Leber erfolgt in der Weise, daß von den netzförmig verbundenen Leberzylindern neue Seitenäste hervorsprossen und Anastomosen eingehen, wodurch fortwährend neue Maschen gebildet werden.

Hiermit sind die wesentlichen Teile der Leber in der Anlage vorhanden: 1. die sekretorischen Leberzellen und die Gallengänge, 2. der Bauchfellüberzug und der Bandapparat, welche beide vom ventralen Darmgekröse herrühren. Die zum definitiven Zustand führenden Veränderungen dieser Teile sind jetzt noch in das Auge zu fassen.

Das Netzwerk der bald hohlen, bald soliden Leberzylinder wandelt sich in einer doppelten Weise um.

Ein Teil wird zu den Ausführungsgängen (den Ductus biliferi). In den Fällen, in denen anfangs die Leberzylinder solid erscheinen, beginnen sie sich auszuhöhlen und ihre Zellen sich zu einem kubischen oder zylindrischen Epithel um das Lumen herum anzuordnen. Hierbei müssen einzelne Zweige des Netzwerkes sich rückbilden. Denn während ursprünglich alle Leberzylinder untereinander durch Anastomosen zusammenhängen, ist dies bei den Gallengängen des Erwachsenen, wie KÖLLIKER bemerkt, nicht mehr der Fall, mit Ausnahme der Leberpforte, wo sich die bekannten Gallengangsgeflechte finden.

Der übrige Teil des Netzwerkes liefert das sekretorische Parenchym der Leberzellen. Der während der Entwicklung so deutlich hervortretende Charakter einer netzförmigen, tubulösen Drüse ist auch am ausgebildeten Organ bei niederen Wirbeltieren, wie bei Amphibien und Reptilien, noch zu erkennen. Die Drüsenröhrchen, die gleich bei ihrer Entstehung hohl angelegt werden, zeigen auch später ein außerordentlich enges, nur durch künstliche Injektion nachweisbares Lumen, welches auf Querschnitten von etwa 3—5 Leberzellen umgeben wird. Durch ihre vielfältigen Anastomosen erzeugen sie ein außerordentlich dichtes Netzwerk, dessen enge Zwischenräume von einem Netzwerk von Blutgefäßkapillaren mit sehr geringfügigen Mengen von Bindesubstanz ausgefüllt werden.

Bei den höheren Wirbeltieren (Vögel, Säugetiere, Mensch) tritt später der tubulöse Drüsenbau sehr in den Hintergrund; es gewinnt die Leber eine komplizierte Struktur, über welche in Lehrbüchern der Histologie das Nähere nachzulesen ist.

In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht ist auch hier dreierlei nicht aus dem Auge zu verlieren; erstens sind die Gallengangkapillaren durch Aushöhlung der primitiven Leberzylinder entstanden; zweitens werden sie nur von zwei Leberzellen, die sehr groß und schollenförmig werden, begrenzt, und drittens treiben sie Ausstülpungen zwischen und sogar in die Leberzellen selbst hinein. Hierdurch wird in der Anordnung der feinen Gallengangkapillaren und der Leberzellen eine größere Komplikation herbeigeführt, welcher auch eine größere Komplikation in der Verteilung der Blutgefäßkapillaren entspricht. Durch alles dieses wird die ursprünglich tubulöse Drüsenstruktur im ausgebildeten Organ fast vollständig verwischt. — Bekanntlich ist beim Erwachsenen das Leberparenchym durch bindegewebige Scheidewände in kleine Läppchen (Acini oder Lobuli) abgeteilt. Am Anfang der Entwicklung ist eine solche Lappenbildung nicht erkennbar, da alle Leberzylinder zu einem Netzwerk verbunden sind. Sie entsteht beim menschlichen Embryo erst vom Anfang des 4. Monats an. Genauere Angaben hierüber geben uns TOLDT und ZUCKERKANDL.

Jetzt noch einige Worte über den Bandapparat und über die Form- und Größenverhältnisse, welche die Leber bis zur Geburt darbietet.

Der Bandapparat ist, wie schon im Eingang bemerkt wurde, in einem ventralen Darmgekröse (Vorleber) vorgebildet. Das Gekröse wird, indem der kraniale Leberschlauch vom Duodenum aus hineinwächst und durch fortgesetzte Sprossung den rechten und den linken Leberlappen erzeugt (Fig. 435, 436 u. 439), in drei Abschnitte zerlegt, erstens in einen mittleren Teil, der für beide Leberlappen den Bauchfellüberzug liefert, zweitens in ein Band, das von der vorderen kon-

vexen Leberfläche in sagittaler Richtung zur Bauchwand bis zum Nabel geht und in seinem freien Rand die später obliterierende Nabelvene einschließt (Ligamentum suspensorium und L. teres hepatis) (Fig. 439 u. 435 *ls*), drittens in ein Band, das von der entgegengesetzten konkaven Leberfläche, von der Pforte, sich zum Duodenum und der kleinen Magenkurvatur begibt und den Ductus choledochus und die zur Leber führenden Gefäße enthält (Omentum minus, das in das Ligamentum hepato-gastricum und hepato-duodenale zerfällt (Fig. 435 *lhd* u. 439 *kn*).

Das kleine Netz oder Omentum minus verliert bald seine ursprünglich sagittale Stellung und dehnt sich zu einer dünnen, von links nach rechts ausgespannten Membran (Fig. 404 *kn*) dadurch aus, daß der Magen die früher beschriebene Drehung erleidet und in die linke Bauchhälfte rückt, während sich die Leber mehr in die rechte Bauchhöhle hinein entwickelt. Infolge der Bildung der Leber und des kleinen Netzes erfährt der durch die Drehung des Magens entstandene große Netzbeutel noch einen Zuwachs, der als sein Vorraum (Atrium bursae omentalis) bezeichnet wird. Denn es gesellt sich zu ihm noch der Teil der Leibeshöhle, der hinter der Leber und dem kleinen Netz gelegen ist und der bekanntlich beim Erwachsenen nur noch einen engen, unter dem Ligamentum hepato-duodenale gelegenen Zugang (das WINSLOWsche Loch) besitzt.

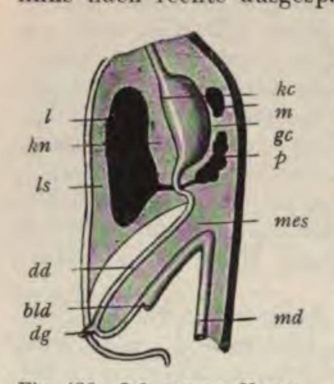


Fig. 439. **Schema zur Veranschaulichung der ursprünglichen Lageverhältnisse von Leber, Magen, Duodenum, Pankreas und Milz und von dem dazu gehörigen Bandapparat.** Die Organe sind auf einem Längsdurchschnitt zu sehen. *l* Leber; *m* Milz; *p* Pankreas; *dd* Dünndarm; *dg* Dottergang; *bld* Blinddarm; *md* Mastdarm; *kc* kleine Kurvatur; *gc* große Kurvatur des Magens; *mes* Mesenterium; *kn* kleines Netz (Lig. hepato-gastricum und hepato-duodenale); *ls* Ligamentum suspensorium hepatis. Nach O. HERTWIG.

Über die Entwicklung des Kranzbandes der Leber (Lig. coronarium) siehe einen späteren Abschnitt, der vom Zwerchfell handelt.

Was die Form und Größenverhältnisse, welche die Leber bis zur Geburt darbietet, betrifft, so sind hier zwei Punkte beachtenswert. Erstens gewinnt frühzeitig die Leber eine ganz außerordentliche Größe; zweitens entwickelt sie sich mit ihren beiden Lappen anfangs ganz symmetrisch. Im 3. Monat nimmt sie fast die ganze Leibeshöhle ein, reicht mit ihrem freien, scharfen Rand, an welchem sich zwischen beiden Lappen ein tiefer Einschnitt bemerkbar macht, bis nahe zur Leistengegend herab und läßt hier nur eine kleine Strecke frei, in welcher bei Eröffnung der Leibeshöhle Dünndarmschlingen zu sehen sind. Sie ist ein sehr blutgefäßreiches Organ, da ein großer Teil des vom Mutterkuchen zum Herzen zurückströmenden Blutes durch sie hindurchgeht. Zu dieser Zeit beginnt, wenn auch in einem geringen Grade, die Abscheidung von Galle und nimmt dann in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft zu. Infolgedessen füllt sich der Darm nach und nach mit einer bräunlich-schwarzen Masse, dem Kindspech oder Mekonium, an. Dasselbe ist ein Gemisch von Galle mit Schleim und abgelösten Epithelzellen des Darmes, zu denen sich noch verschlucktes Amnionwasser mit Epidermisschüppchen und Hauthaaren hinzugesellt. Nach der Geburt ist das Kindspech im Dickdarm angehäuft, aus dem es dann bald nach außen entleert wird.

In der zweiten Hälfte der Schwangerschaft wird das Wachstum der beiden Leberlappen ein ungleichmäßiges, und bleibt der linke an Größe hinter dem rechten mehr und mehr zurück. Vor der Geburt ragt die Leber mit ihrem unteren Rande noch eine Strecke weit über die Rippenknorpel fast bis zum Nabel nach abwärts. Nach der Geburt verliert sie rasch an Größe und Gewicht infolge des durch den Atmungsprozeß veränderten Blutkreislaufs. Denn es fällt jetzt der Blutstrom weg, der sich während des embryonalen Lebens von der Nabelvene in die Leber abgezweigt hat. Zur Zeit des postembryonalen Wachstums vergrößert sich auch die Leber noch weiter, aber weniger als der Körper im ganzen genommen, so daß ihr relatives Gewicht eine stetige Abnahme erfährt.

2. Die Bauchspeicheldrüse (Pankreas).

Die Entwicklung der Bauchspeicheldrüse ist in der letzten Zeit der Gegenstand sehr zahlreicher Untersuchungen gewesen, welche für alle Wirbeltierklassen ein im ganzen übereinstimmendes Ergebnis geliefert haben. Wie Göppert, Stöhr, Laguesse und Kupffer für die Fische, Göppert für die Amphibien, Felix für die Vögel, Stoss, Hamburger, Brachet und Jankelowitz für die Säugetiere und den Menschen nachgewiesen haben, entsteht der Drüsenkörper mit seinen Ausführgängen aus drei selbständigen Anlagen, nämlich aus drei Ausstülpungen des Darmdrüsenblattes, von denen eine aus der dorsalen Wand, die zwei anderen aus der ventralen Wand des Duodenum hervorwachsen. Die drei Schläuche dringen in das dorsale Mesenterium hinein, wo sie hohle, sich verästelnde Seitensprosse abgeben (Fig. 435, 439).

Im einzelnen ist noch folgendes für die Säugetiere zu bemerken: Die Ausstülpung aus der dorsalen Wand des primitiven Duodenum entsteht bei 4. mm langen Schafembryonen; sie bleibt mit ihrem Ursprungsort beim weiteren Wachstum in Verbindung durch einen Ausführgang, der dem Ductus Santorini entspricht. Etwas später (bei 4,5 mm langen Embryonen) treten auch noch an der ventralen Seite des Duodenum nahe der primitiven Leberanlage und links und rechts von ihr zwei Ausstülpungen auf, die ventralen Pankreasanlagen. Sie lösen sich vom Darm ab bis auf einen Gang, der zum Ductus Wirsungianus wird. Durch eine Drehung des Duodenum um seine Längsachse kommen ventrale und dorsale Pankreasanlagen näher aneinander zu liegen und verschmelzen zu einem einzigen Drüsenkörper. Dabei kommen auch Verbindungen zwischen dem ventralen und dorsalen Ausführungsgang, dem Ductus Wirsungianus und Ductus Santorini, zustande. Aus diesem primitiven Zustande erklären sich drei verschiedene Kombinationen in der definitiven Anordnung der Ausführgänge des Pankreas.

1. Es erhalten sich die doppelten Ausführgänge der dorsalen und der ventralen Anlage (Pferd und Hund).

2. Der dorsale Ausführgang bildet sich zurück, und das Sekret des dorsal entstandenen Drüsengewebes wird durch die oben erwähnten Anastomosen in den ventralen Gang geführt. Dieser Zustand findet sich beim Schaf und gewöhnlich auch beim Menschen. Nur ausnahmsweise erhält sich bei diesem neben dem Ductus Wirsungianus noch ein Nebenausführgang, der Ductus Santorini.

3. Der ventrale Ausführgang ist zurückgebildet (Rind und Schwein). Das Pankreas mündet getrennt und entfernt vom Ductus choledochus in das Duodenum ein.

Aus den mitgeteilten entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen wird es auch verständlich, daß das Pankreas, obwohl es zum größten Teil aus der dorsalen Wand des Duodenum entstanden ist, trotzdem ventralwärts und gemeinsam mit dem Ductus choledochus vermittelst des Ductus Wirsungianus auf der VATERschen Papille ausmündet.

In ähnlicher Weise wie bei den Säugetieren entwickelt sich auch das Pankreas bei den Fischen, den Amphibien und Vögeln. Beim Huhn (Fig. 437) ist die dorsale Anlage schon am 4. Tage der Bebrütung nachweisbar. Bei den Urodelen bleiben die doppelten Ausführgänge erhalten, während bei den Anuren der dorsale Ausführgang rückgebildet wird.

Mit den oben referierten Angaben von STOSS stimmen die Untersuchungsergebnisse überein, die HAMBURGER bei menschlichen Embryonen erhalten hat. Bei einem 5 wöchentlichen Embryo fand er

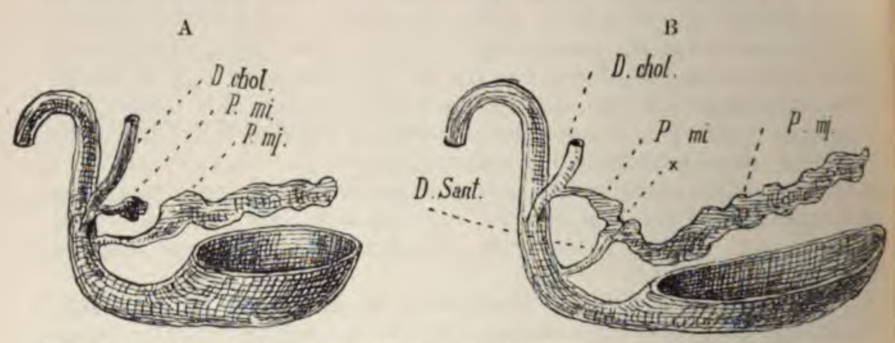


Fig. 440. **Rekonstruktion des Duodenum mit Pankreasanlagen.** Nach HAMBURGER. **A eines 5 wöchentlichen, B eines 6 wöchentlichen menschlichen Embryos.** *D.chol.* Ductus choledochus; *P.mi* kleine Pankreasanlage; *P.mj.* große Pankreasanlage; *D.Sant.* Ductus Santorini; *x* Verschmelzung beider Pankreasanlagen.

außer einer großen dorsalen Pankreasanlage noch ein kleines ventrales Pankreas, das mit dem Ductus choledochus zusammen in den Zwölffingerdarm einmündet (Fig. 440 A). Bei einem Embryo von 6 Wochen hatten sich beide Anlagen miteinander vereinigt (Fig. 440 B) (siehe auch Fig. 400 u. 401).

Es wird dadurch ein kleiner, länglicher Drüsenkörper gebildet (Fig. 440 B u. 402 *p*), welcher mit seinem dem Ursprung abgewandten Ende nach oben in das Mesogastrium hineingedrungen und so mitten zwischen der großen Magenkurvatur und der Wirbelsäule frei beweglich gelagert ist. Infolgedessen muß das Pankreas die Lageveränderungen mit durchmachen, welche der Magen mit seinem Gekröse erfährt. Bei 6 wöchtenlichen Embryonen fällt seine Längsachse noch nahezu mit der Längsachse des Körpers zusammen. Dann erfährt es allmählich eine Drehung (Fig. 404), durch welche sein Endteil in die linke Körperhälfte rückt, bis schließlich die Längsachse des Organes in die Querachse des Körpers, wie beim Erwachsenen, zu liegen kommt. Hier bettet sich der Kopf in die hufeisenförmige Windung des Duodenum ein, während das Schwanzende bis zur Milz und linken Niere reicht.

Da die Bauchspeicheldrüse sich in das Mesogastrium hinein entwickelt hat (Fig. 402, 404, 439), besitzt sie in der ersten Hälfte des Embryonallebens, wie TOLDT gezeigt hat, ein Gekröse, an welchem sie die oben beschriebene Drehung durchmacht. Das Gekröse geht aber schon vom 5. Monat an verloren (vgl. Schema 405—407 *P* u. *D*). Denn sowie die Drüse ihre Querstellung eingenommen hat, legt sie sich der hinteren Rumpfwand fest an und verliert alsbald ihre freie Beweglichkeit, indem ihr Bauchfellüberzug und ihr Gekröse mit dem anliegenden Teil des parietalen Bauchfelles verlöten (Fig. 406, 407 *P* u. *D*). Auf diese Weise ist beim Menschen das Pankreas, welches sich als ein intraperitoneales Organ, gleich der Leber, entwickelt hat, durch einen Verschmelzungsprozeß der sich berührenden serösen Flächen zu einem sogenannten extraperitoneal gelegenen Organ geworden. Auch ist hierdurch der Ansatz des Mesogastrium von der Wirbelsäule weiter nach links verlegt worden.

3. Kleinere Drüsen, Follikel und Zotten.

Die Magensaftdrüsen, über deren Entstehung wir durch die gründlichen Untersuchungen von TOLDT aufgeklärt worden sind, beginnen bei menschlichen Embryonen in der 10. Woche aufzutreten. Durch charakteristische Anordnung der Zellen bilden sich innerhalb des Epithels kleine Grübchen aus, von welchen etwas später mehrere kleine Schläuche (Tubuli) in das darunter liegende Bindegewebe hineinwachsen. Erstere stellen den Ausführgang, der von hohen Zylinderzellen ausgekleidet ist, letztere die eigentlichen sezernierenden, mit kubischen Zellen versehenen Drüsenschläuche dar. Belegzellen werden im Drüsenepithel erst gegen das Ende des 4. Monats unterscheidbar. Die Zahl der Drüsenschläuche, die in ein Magengrübchen einmünden, ist im embryonalen Leben eine größere als nach der Geburt. Im 7. fötalen Monat beläuft sie sich auf etwa sieben; nach der Geburt nimmt sie allmählich bis zur Zeit der Pubertät ab, bis beim Erwachsenen schließlich nur drei Tubuli in ein Grübchen einmünden.

Zotten und LIEBERKÜHNsche Drüsen beginnen sich bei menschlichen Embryonen nach den Angaben von SEDGWICK MINOT gegen Ende des 2. Monats zu entwickeln. Die zylindrischen Zöttchen werden schon im 3. Monat von einem hohen Zylinderepithel überzogen. Die jetzt in der Umgebung ihrer Basis auch auftretenden Drüsen sind kurze, hohle Ausstülpungen des Darmdrüsenblattes, „deren Länge im Vergleich zu der der Zotten lange Zeit unbedeutend ist“. In ihnen, und zwar in späteren Zeiten der Entwicklung nur am Drüsengrund, trifft man ausschließlich Kernteilungsfiguren an, so daß in ihnen die hauptsächlichen Wachstumszentren für das Drüsen- und überhaupt für das Darmepithel gegeben sind (FLEMMING, BIZZOZERO).

Während des embryonalen Lebens werden auch auf der Dickdarmschleimhaut einzelne Zöttchen entwickelt, beginnen sich aber hier in den letzten Monaten vor der Geburt wieder zurückzubilden.

Über die Entstehung der Drüsen in der Wand des Dickdarmes von Kaninchenembryonen hat PATZELT eingehendere Untersuchungen angestellt.

Die Darmfollikel lassen sich bei menschlichen Embryonen aus dem 5. Monat schon sehr deutlich erkennen. Nach den Untersuchungen von STÖHR bilden sich im bindegewebigen Teil der Schleimhaut schärfer

abgegrenzte Ansammlungen von Leukocyten zwischen den bindegewebigen Elementen aus. Mit ihrer Kuppe berühren sie das Epithel der Darmoberfläche, ohne daß jedoch hierbei engere Beziehungen zwischen Knötchen und Darmdrüsen zustande kommen. Im Gegensatz zu RETTERER sieht STÖHR durch seine Untersuchungen festgestellt, daß keinerlei genetische Beziehungen zwischen dem Epithel des Darmes und den Elementen der Lymphknötchen nachzuweisen sind.

Beim Meerschweinchen nehmen die Follikel mehr in den tiefen, der Submucosa entsprechenden Schichten der bindegewebigen Schleimhaut ihren Ursprung. Hierauf wachsen ihnen früher oder später Verlängerungen der Darmdrüsen entgegen, welche sich terminal erweitern und eine Anzahl hohl werdender Sprossen treiben.

Betreffs der Entwicklung der Milz wird auf Kapitel XIX verwiesen.

SECHZEHNTES KAPITEL.

Die Organe des mittleren Keimblattes.

Willkürliche Muskulatur, Harn- und Geschlechtsorgane.

Zu den Bildungsprodukten des Darmdrüsenblattes stehen die Organe, welche aus dem mittleren Keimblatt ihren Ursprung nehmen, in den nächsten genetischen Beziehungen. Denn wie schon im ersten Teile hervorgehoben wurde, entwickelt sich das mittlere Keimblatt durch einen Ausstülpungsprozeß des inneren Keimblattes und ist daher gleich diesem eine Epithelmembran, die zur Begrenzung eines Hohlraumes dient. Ist es bei dieser Sachlage etwas Auffälliges, wenn man aus ihm ebenfalls Organe entstehen sieht, welche drüsiger Natur sind, welche vermittels echter, epithelialer Drüsenzellen Exkrete liefern?

In früheren Zeiten hat man an dieser Erscheinung großen Anstoß genommen, weil man seit Remak das mittlere Keimblatt als ein nicht epitheliales Gebilde in einen Gegensatz zu den übrigen Keimblättern zu bringen bemüht war. Auch hat es nicht an Versuchen gefehlt, den vermeintlichen Widerspruch zu beseitigen, indem man bald in dieser, bald in jener Weise die in Frage stehenden drüsigen Organe vom äußeren Keimblatt ableitete. Mit der Annahme der Cölomtheorie sind die theoretischen Bedenken dagegen, daß das mittlere Keimblatt Drüsen liefert, gegenstandslos geworden.

Aus dem mittleren Keimblatt oder, anders ausgedrückt: aus der epithelialen Wand der embryonalen Leibessäcke entwickeln sich, abgesehen vom Mesenchym, über dessen Herkunft bereits im X. Kapitel ausführlich berichtet wurde, nur noch drei, sehr verschiedenartige Produkte: erstens die gesamte willkürliche Muskulatur, zweitens die Harn- und Geschlechtsorgane, drittens die Epithelüberzüge der großen serösen Höhlen des Körpers.

I. Die Entwicklung der willkürlichen Muskulatur.

Zum tieferen Verständnis des vorliegenden Kapitels wird es wesentlich beitragen, wenn wir uns zuvor mit einigen allgemeinen, fundamentalen Tatsachen bekannt machen, zu welchen die vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere geführt hat.

In dem Stamme der Cölenteraten, welcher für die Entstehung der Gewebsformen so außerordentlich lehrreich ist, sind die Muskelelemente nicht allein während ihrer Entwicklung, sondern auch beim ausgebildeten Tiere fast durchgängig Bestandteile des Epithels. Sie

werden daher auch in zutreffender Weise „Epithelmuskelzellen“ genannt. Das Charakteristische an ihnen besteht eben darin, daß sie einfache, bald kubische, bald zylindrische, bald fadenförmige Epithelzellen (Fig. 441) sind, welche mit ihrem einen Ende gewöhnlich die Oberfläche des Epithels erreichen und hier häufig mit Flimmerhaaren versehen sind, während sie mit ihrem anderen, basalen Ende der Stützlamelle des Körpers aufliegen und an ihm eine oder mehrere, entweder glatte oder quergestreifte Muskelfibrillen ausgeschieden haben. Unter dem Epithel liegen in der Regel alle Muskelfibrillen parallel und dicht nebeneinander (Fig. 442) und verbinden sich so zu einer Muskellamelle, durch deren Tätigkeit Verkürzung oder Verlängerung des Körpers in einer Richtung hervorgerufen wird.

Fig. 441. **Epithelmuskelzelle aus der entodermalen Auskleidung der Tentakeln einer Actinie** (Sagartia parasitica). Nach O. und R. Hertwig.

Die Fähigkeit, Muskelzellen zu entwickeln, kommt bei den Cölenteraten sowohl dem inneren als dem äußeren Keimblatte zu. In dem Stamme der Würmer ist dies schon nicht mehr der Fall. In denjenigen Abteilungen, in denen sich durch Einfaltung des inneren Keimblattes eine Leibeshöhle (ein Enterocöl) anlegt, hat ihre parietale Wand — das ist die parietale Lamelle des mittleren Keimblattes — die Erzeugung der Rumpfmuskulatur ausschließlich übernommen. Auch hier scheiden die Epithelzellen, z. B. bei den Chätognathen usw., an ihrem basalen, der Körperoberfläche zugekehrten Ende eine Lamelle von Muskelfibrillen aus, während sie mit dem anderen Ende die Leibeshöhle begrenzen. In ähnlicher Weise läßt sich bei den Wirbellosen überhaupt verfolgen, wie von den niederen zu den höheren Formen die Fähigkeit der Muskelbildung mit der fortschreitenden Differenzierung des Körpers immer mehr auf einen engeren, besonderen Bezirk der Epithelbekleidung des Körpers eingeschränkt wird.

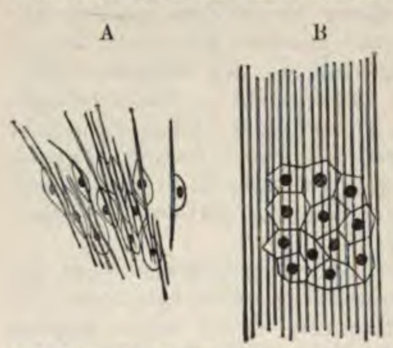


Fig. 442. A **Muskelepithel aus dem Entoderm einer Actinie**, die Zellen durch Mazeration isoliert. Jede Zelle mit einer Fibrille versehen. B **Muskelepithel einer Meduse.** Die Fibrillen sind gemeinsames Produkt der Epithelzellen. Nach O. und R. Hertwig.

Am weitesten ist dieser Prozeß der Einschränkung bei den Wirbeltieren gediehen. Bei ihnen wird die Rumpfmuskulatur nicht mehr von der ganzen parietalen Lamelle des mittleren Keimblattes, sondern nur von einem kleinen, abgeschnürten Teile derselben, den Rückensegmenten, geliefert. Infolgedessen breitet sich bei den Wirbeltieren die Muskulatur von einem kleinen Ursprungsgebiet aus, verteilt sich zuerst im Rumpf und wächst von hier aus in die Extremitäten hinein.

In histogenetischer Beziehung ist die einfachste Form der willkürlichen Muskulatur im Tierreiche eine unter dem Epithel ausgebreitete, von den Epithelzellen gebildete Muskellamelle. Von ihr leiten sich, wie vergleichende Studien lehren, drei weitere Formen ab: 1. das Musk-

blatt, 2. das Muskelkästchen und 3. das Muskelprimitivbündel. Bei ihrer Entstehung spielt wieder der Prozeß der Faltenbildung eine Rolle, welche wir schon bei den verschiedensten Gelegenheiten als die Ursache für die Bildung der meisten Organe kennen gelernt haben.

Wenn einzelne Strecken einer Muskellamelle eine erhöhte Arbeitsleistung ausführen sollen, so kann dies nur durch Vermehrung der parallel nebeneinander gelagerten Fibrillen geschehen. Eine größere Fibrillenzahl kann aber in einem umgrenzten Bezirk in einer zweifachen Weise untergebracht werden, entweder so, daß sie in mehreren Schichten übereinander zu liegen kommen, oder so, daß, wenn die einfachere Lagerung nebeneinander beibehalten wird, die Muskellamelle sich einfaltet. Die Einfaltung kann bald in mehr unregelmäßiger, bald in sehr regelmäßiger Weise vor sich gehen.

Im ersten Fall entstehen niedere und höhere Falten, welche ihrerseits wieder mit kleineren Nebenfalten bedeckt sein können, so daß man auf dem Querschnitte das Bild eines sich verzweigenden Baumes erhält (Fig. 443). Jede Falte besitzt in ihrer Mitte eine geringe Menge Stützsubstanz, auf deren Oberfläche die parallel angeordneten Muskelfibrillen aufliegen. Die Täler zwischen den Falten füllt das Epithel aus, welches die Unregelmäßigkeiten ausgleicht und nach außen mit einer glatten Oberfläche abschließt.

Fig. 443. Fig. 444. Fig. 445.



Fig. 443. **Faltung des Muskelepithels vom Entoderm einer Actinie.** Nach Hertwig.

Fig. 444. **Muskelepithel einer Meduse im Querschnitt** mit *1*. Deckschicht und *2*. gefalteter Muskelschicht. Nach Hertwig.

Fig. 445. **Querschnitt durch die Längsmuskulatur von Sagitta.** Nach Hertwig. *1*. Deckschicht, Epithel der Leibeshöhle; *2*. in Blätter gefaltete Muskellamelle, unterhalb derselben die Epidermis.

Im zweiten Falle (Fig. 444 und 445) können sehr regelmäßige und zuweilen ziemlich hohe Falten entstehen, die sich von der Grundlamelle, von der sie durch Einfaltung ihren Ursprung genommen haben, senkrecht erheben und den Blättern eines Buches vergleichbar dicht zusammengepreßt sind. Die engen Zwischenräume zwischen ihnen werden von den zugehörigen Zellen mit ihren Kernen, den Muskelkörperchen, eingenommen. Über den freien Rand der Blätter breitet sich noch eine Schicht von Deckepithel aus.

In den bisher beschriebenen Fällen bewahrt die willkürliche Muskulatur ihren Zusammenhang mit der Epithelschicht, von welcher sie abgeschieden worden ist, was sich bei den Cölenteraten als der gewöhnliche Befund darbietet. Bei anderen Wirbellosen löst sich dieser Zusammenhang. Die nach der freien Epitheloberfläche zugekehrten Ränder der Falten verwachsen untereinander. Dadurch werden die beiden Lagen von Muskelfibrillen, welche die einander zugewandten Oberflächen von zwei benachbarten Blättern überziehen, zu einer in sich abgeschlossenen Einheit verbunden. Sie werden von der Stütz-

substanz, welche als dünne Schicht den Muskelblättern zur Grundlage dient, ringsum eingeschlossen und dadurch von dem Zusammenhang mit der Epithelschicht abgelöst.

Zwei verschiedene Formen des Muskelgewebes kommen so zustande: das Muskelkästchen und das Muskelprimitivbündel. Muskel-Kästchen oder -Bänder entstehen, wenn zwei nebeneinander gelagerte, hohe Muskelblätter mit ihren freien Rändern verwachsen, wie uns der nebenstehende Querschnitt (Fig. 446) durch die Längsmuskulatur eines Regenwurmes zeigt. Muskelprimitivbündel oder quergestreifte Muskelfasern dagegen werden gebildet, wenn die Faltungen der Lamelle mehr unregelmäßig und niedrig bleiben (Fig. 447 A), die Faltenteile sich frühzeitig abschnüren und ihr aus Muskelkörperchen und Fibrillen bestehender Inhalt sich in die unter dem Epithel befindliche Stützsubstanz als ein runder Strang oder als Bündel einlagert (Fig. 447 B). Durch Wiederholung desselben Vorganges, durch mehrfach sich erneuernde Faltenbildung und Abschnürung kann von einer muskelerzeugenden Epithelstrecke aus ein immer dicker werdendes Lager übereinander geschichteter Muskelprimitivbündel zustande kommen. Auch können die Muskelkästchen und Primitivbündel noch dadurch an Zahl vermehrt werden, daß sie durch Zunahme der Fibrillenmasse wachsen und sich dann der Länge nach durch Einschnürung in zwei Teile und so fort trennen.

Fig. 446. Fig. 447.

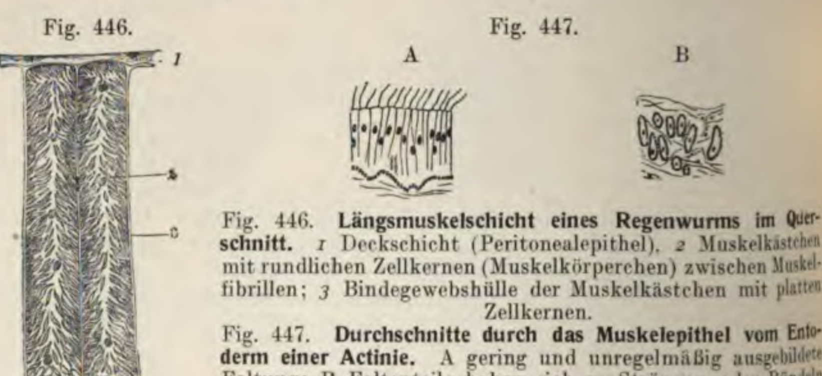


Fig. 446. **Längsmuskelschicht eines Regenwurms im Querschnitt.** *1* Deckschicht (Peritonealepithel), *2* Muskelkästchen mit rundlichen Zellkernen (Muskelkörperchen) zwischen Muskelfibrillen; *3* Bindegewebshülle der Muskelkästchen mit platten Zellkernen.

Fig. 447. **Durchschnitte durch das Muskelepithel vom Entoderm einer Actinie.** A gering und unregelmäßig ausgebildete Faltung; B Faltenteile haben sich zu Strängen oder Bündeln von Muskelfibrillen abgeschnürt und in die Stützsubstanz allseitig eingelagert.

Nach diesen die Histogenese des Muskelgewebes betreffenden Bemerkungen wird uns die Entwicklung der willkürlichen Muskulatur bei den Wirbeltieren in mehreren Punkten verständlicher werden.

Bei den Wirbeltieren stammt die gesamte quergestreifte, willkürliche Muskulatur, abgesehen von einem Teile der Muskeln des Kopfes, von denjenigen Teilen des mittleren Keimblattes ab, welche sich als Segmente abgesondert und mit ihrem Auftreten die erste primitive und wichtigste Segmentierung des Wirbeltierleibes bewirkt haben (siehe Kapitel IX). Wie zum Teil schon bei früheren Gelegenheiten dargestellt worden ist, sondert sich das Zellenmaterial der Segmente sehr frühzeitig in drei Bezirke, welche mit verschiedenen Aufgaben betraut sind. Ein Bezirk, welcher am meisten ventral und median liegt und an die Chorda seitswärts angrenzt, liefert die axiale Stützsubstanz, welche Chorda und Nervenrohr umhüllt; er ist daher das Sklerotom

genannt worden. Ein zweiter Bezirk, der vom Sklerotom aus zur Seite von Chorda und Nervenrohr nach oben reicht, ist die Anlage der quergestreiften Muskelsubstanz und heißt somit das Myotom. Der dritte Bezirk endlich oder die Coriumplatte nimmt die laterale Wand des Rückensegmentes ein, grenzt an das äußere Keimblatt und löst sich später ganz in Mesenchym auf, das an der Bildung der Lederhaut beteiligt ist. In der Reihe der Wirbeltiere ist das Sklerotom der am meisten variable Bezirk; in den niederen Klassen nur wenig entwickelt, nimmt es bei den Amnioten an Mächtigkeit außerordentlich zu; infolgedessen wechselt das Aussehen und die Lage der drei unterschiedenen Bezirke zueinander. Hierüber wird die folgende Darstellung noch nähere Auskunft geben.

Die Entwicklung von Segmenten erfolgt, wie schon früher hervorgehoben wurde, sowohl in dem Rumpf-, Schwanz- als auch in dem Kopfabschnitte des Embryos, so daß Rumpf-, Schwanz- und Kopfsegmente unterschieden werden können. Da letztere sich in mehrfacher Hinsicht in ihrer Entstehung und Umbildung vor ersteren auszeichnen, ist eine getrennte Darstellung beider am Platze. Ich beginne mit der Umbildungsgeschichte der Segmente des Rumpfes und Schwanzes und bespreche dieselbe zuerst bei dem Amphioxus und den Cyclostomen, welche uns die einfachsten und am leichtesten zu deutenden Befunde liefern, darauf bei den Selachiern und Amphibien und schließlich bei den höheren Wirbeltieren.

A. Segmente des Rumpfes und Schwanzes.

Beim Amphioxus sind die Ursegmente (Fig. 293 *ush*) mit einem größeren Hohlraume versehene Säckchen, deren Wand aus einer einfachen Lage von Epithelzellen besteht. Die Zellen entwickeln sich in einer doppelten Weise weiter, deren genauere Kenntnis wir den Untersuchungen von Hatschek verdanken. Nur die an die Chorda (*ch*) und das Nervenrohr (*n*) angrenzenden Zellen (Fig. 448) sind bestimmt, Muskelfasern zu bilden; sie vergrößern sich bedeutend, springen weit in die Ursegmenthöhle vor und nehmen die Form von Platten an, die parallel nebeneinander liegen und mit einer Kante, die ich als ihre Basis bezeichnen will, senkrecht auf die Oberfläche der Chorda und parallel zur Längsachse des Körpers gestellt sind. Sehr frühzeitig (auf dem Stadium mit 10 Ursegmenten) beginnen die Zellplatten an ihrer Basis feine, quergestreifte Muskelfibrillen auszuscheiden, mit welchen die Embryonen schon schwache Zuckungen ausführen können. Indem nun immer neue Fibrillen zu den an der Chordaoberfläche gebildeten hinzugefügt werden, und indem die Abscheidung jetzt auch an beiden Flächen der sich berührenden Zellplatten geschieht, entstehen die für die Muskulatur des Amphioxus charakteristischen, quergestreiften Muskelblätter. Diese sind wie die Blätter eines Buches links und



Fig. 448. **Querschnitt durch die Mitte des Körpers eines Amphioxus-Embryos mit 11 Ursegmenten.** Nach Hatschek. *ak* äußeres, *ik* inneres Keimblatt, mk^1 parietale, mk^2 viszerale Lamelle des mittleren Keimblattes; *us* Ursegment; *n* Nervenrohr; *ch* Chorda; *lh* Leibeshöhle, *dh* Darmhöhle.

rechts an der Chorda angeheftet. Je mehr Fibrillen ausgeschieden werden, um so mehr nimmt zwischen ihnen das Protoplasma der Bildungszellen an Menge ab; es wird der Kern mit einem Rest von Protoplasma nach dem der Ursegmenthöhle zugekehrten Zellenende hingedrängt.

Die übrigen Zellen der Ursegmente werden zu einem flachen Plattenepithel umgewandelt, welches jetzt und auch später an der Muskelbildung nicht teilnimmt. (Cutisplatte von HATSCHEK.)

In der Umgebung der Chorda entstanden, breitet sich bei älteren Tieren die Muskelschicht sowohl dorsal als ventral aus und liefert so die gesamte mächtige Rumpfmuskulatur, die gleich den zelligen Ursegmenten, von denen sie abstammt, in hintereinander gelegene Abschnitte, die Myotome, getrennt ist.

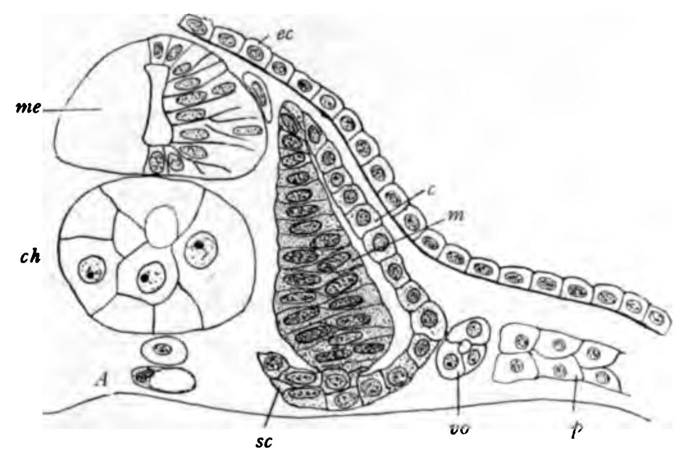


Fig. 449. **Querschnitt aus dem hinteren Rumpfabschnitt eines 2 mm langen Embryos von Petromyzon fluv.** Nach MAURER. *m* Muskelplatte; *c* Coriumplatte; *sc* Sklerotom; *me* Medullarrohr; *ch* Chorda; *A* Aorta; *ec* Ektoderm; *vo* Vornierengang; *p* Parietalplatte.

Mit Amphioxus stimmen im allgemeinen die Cyclostomen in der Histogenese des Muskelgewebes überein. Ein Querschnitt durch einen 2 mm langen Embryo von Petromyzon (Fig. 449) läßt uns die Sonderung des Rückensegmentes in die drei oben unterschiedenen Bezirke erkennen: in das Myotom (*m*), das Sklerotom (*sc*) und die Coriumplatte (*c*). Während diese aus kubischen und später aus abgeplatteten Zellen besteht, setzt sich das Myotom aus sehr hohen und langgestreckten Platten (*m*) zusammen, die wie beim Amphioxus senkrecht zur Oberfläche von Chorda und Nervenrohr gestellt sind. Da die Rückensegmente bei Petromyzon nur vorübergehend kleine Höhlungen einschließen, liegen später beide Epithelschichten unmittelbar aufeinander und gehen dorsal- und ventralwärts durch Übergangszellen (Fig. 450 *WZ* und 452 *d* u. *v*) ineinander über, in ähnlicher Weise wie an der Linsenanlage das Linsenepithel in die Linsenfasern.

Über den Hergang der Bildung der Muskelelemente weichen MAURER und ich, die wir beide hierüber Untersuchungen angestellt haben, in einigen mehr untergeordneten Punkten auseinander, während wir darin übereinstimmen, daß ihre Histogenese sich an die Befunde bei Wirbellosen anknüpfen läßt. Nach meinen älteren Untersuchungen

behalten die Bildungszellen des Muskelgewebes ihre Abgrenzung gegeneinander bei und es werden die Muskelfibrillen (Fig. 450 *mf*) von den Zellplatten auf ihren beiden Breitseiten ausgeschieden. Dadurch entstehen senkrecht zur Chorda gestellte Muskelblätter, die sich den an Wirbellosen beschriebenen ähnlichen Bildungen (Fig. 444) vergleichen lassen. Sie setzen sich wie diese aus zwei Lagen parallel verlaufender, feinster Fibrillen zusammen, welche durch einen zarten Streifen von Kittsubstanz voneinander getrennt sind, und von welchen die eine Lage dieser die andere Lage jener Bildungszelle ihr Dasein verdankt. Bei älteren Larven dehnen sich die Körpersegmente nach oben und nach unten aus, wobei fortwährend eine Neubildung von Muskelblättern von den oben erwähnten Zellen (Fig. 450 *WZ* und 452 *d*) aus stattfindet. Die oberen und die unteren Ränder der Segmente bilden demnach eine Wucherungszone, durch deren Vermittlung die Rumpfmuskulatur immer weiter dorsal- und ventralwärts wächst. Auf einer weiteren Phase der Entwicklung, bei 6 Wochen alten Larven (Fig. 451), wandeln sich die Muskelblätter in die Muskelkästchen (*k*) um, wie SCHNEIDER

Fig. 450.

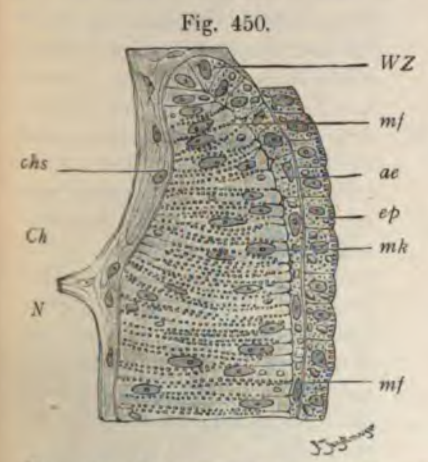


Fig. 451.



Fig. 451. **Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer 6 Wochen alten Larve von Petromyzon Planeri.** 500 mal vergrößert. *k* Muskelkästchen; *mk* Muskelkerne; *mf* quer durchschnittene Muskelfibrillen.

Fig. 450. **Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer 14 Tage alten Larve von Petromyzon Planeri.** 500 mal vergrößert. *N* und *Ch* der an das Rückenmark und die Chorda angrenzende Teil des Querschnittes; *chs* skelettbildende Chordascheide; *ep* Epidermis; *ae* äußere Epithelschicht des Rückensegmentes; *mk* Muskelzellenkerne; *mf* Muskelfibrillen im Querschnitt; *WZ* Wachstumszone, Übergang der äußeren Zellenschicht in die muskelbildende Schicht des Rückensegmentes.

die eigentümlichen definitiven Strukturelemente der Cyclostomen benannt hat. Die einander zugekehrten Fibrillenlagen zweier Blätter, welche von einer Zellplatte an ihren zwei Seiten ausgeschieden worden sind, verbinden sich mit ihren Rändern, so daß jetzt jede ein- bzw. mehrkernige Bildungszelle von den ihr zugehörigen Fibrillen wie von einem Mantel rings umschlossen wird. Nach der Darstellung von MAURER dagegen verlieren die Zellen des Muskelblattes noch vor der Differenzierung von Muskelfibrillen ihre Abgrenzung; es bildet sich unter Vermehrung der Kerne ein Syncytium. In dieses dringen weiterhin (Fig. 452) vom lateralen Rande her zahlreiche Einschnitte hinein, welche MAURER aus einer Faltenbildung des Muskelepithels, die von seiner Basalfläche ausgeht, erklärt; sie zerlegen beim tieferen Eindringen das Syncytium in getrennte Lamellen, die ich, wie oben erwähnt, von platten-

artigen ein- und später mehrkernigen Bildungszellen direkt abgeleitet habe. Schon bei Beginn der Einfaltung werden zu beiden Seiten der Spalten feine quergestreifte Fibrillen abgeschieden, deren Zahl sich entsprechend der fortschreitenden Einfaltung vermehrt, bis jeder lamellöse Epithelbezirk an seiner Oberfläche ringsum von Fibrillen eingeschlossen ist.

Schließlich greifen noch drei Veränderungen an den Muskelkästchen Platz. Die homogene Stützsubstanz, welche auf dem ersten Stadium nur als feine Linie zwischen den zwei Fibrillenlagen eines Muskelblattes angedeutet war, nimmt zu und liefert die Scheidewände, durch welche die einzelnen Muskelkästchen voneinander getrennt werden, und in welchen später auch einzelne Bindesubstanzzellen und Blutgefäße anzutreffen sind. Zweitens wird die protoplasmatische Grundsubstanz der Bildungszellen fast vollständig aufgebraucht durch fortgesetzte Abscheidung zahlreicher, feiner Fibrillen, welche schließlich das ganze Innere des Kästchens ausfüllen. Unter den Fibrillen kann man jetzt zwei verschiedene Arten unterscheiden, zentral gelegene und solche, welche den Scheidewänden fest anhaften. Drittens sind zwischen den Fibrillen zerstreute, zahlreiche, kleine Kerne aufzufinden, welche von dem ursprünglich einfachen Kerne der Bildungszelle durch häufig wiederholte Teilung abstammen.

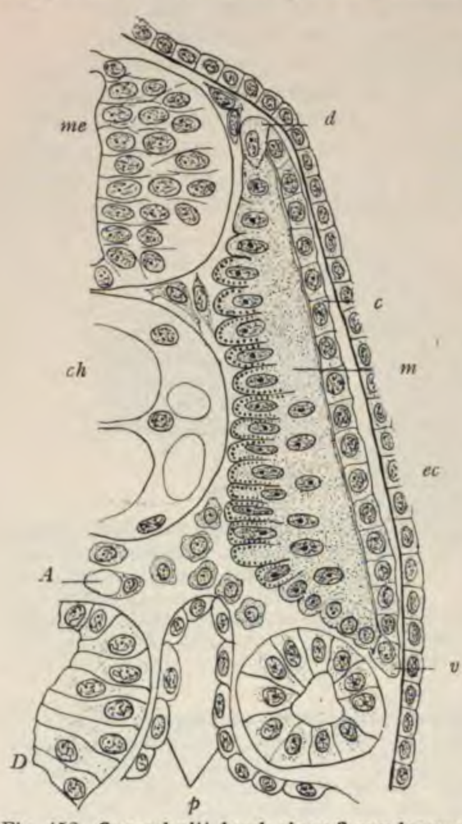


Fig. 452. **Querschnitt durch einen 3 mm langen Embryo von Petromyzon fluviatilis.** *d* dorsale *v* ventrale Kante des Myotoms; *D* Darmrohr; *A* Aorta; *p* Parietalplatte; *ch* Chorda; *me* Nervenrohr; *c* Coriumplatte; *m* Myotom; *ec* Ektoderm. Nach MAURER.

Von dem Amphioxus und den Cyclostomen unterscheiden sich die übrigen Wirbeltiere in der Histogenese ihrer Muskulatur dadurch, daß an Stelle von Muskelkästchen bei ihnen quergestreifte Muskelprimitivbündel gebildet werden. Zu ihrem Studium liefern die geschwänzten Amphibien geeignete Objekte. Bei Triton (Fig. 294—296 *sh*) und Siredon enthalten die Rückensegmente einen ansehnlichen Hohlraum, der ringsum von großen, zylindrischen Epithelzellen umgrenzt wird. An etwas älteren Embryonen (Fig. 453) gehen in dem Teil des Epithels (*m*), welcher dem Nervenrohr und der Chorda anliegt und somit der oben besprochenen, muskelbildenden Schicht des Amphioxus und der Cyclostomen entspricht, lebhafte Zellvermehrungen vor sich, durch welche der Hohlraum eines Rückensegmentes schließlich ganz ausgefüllt wird. Jetzt sind am Segment auch die drei mehrfach erwähnten Bezirke

deutlich zu unterscheiden, das Myotom (*m*), das Sklerotom (*sc*), welches einen kleinen, nach der Chorda gerichteten Fortsatz bildet, und die Coriumplatte. Am Myotom (*m*) verlieren die Zellen ihre ursprüngliche Anordnung und Form; sie verwandeln sich in longitudinal verlaufende Zylinder, welche die Länge eines Rückensegmentes einnehmen und zu beiden Seiten des Rückenmarkes und der Chorda und parallel zu ihnen neben- und übereinander gelagert sind. Jeder Zylinder, der anfangs nur einen einzigen, später immer zahlreichere Kerne (*mk*) aufweist, umgibt sich mit einem Mantel feinster, quergestreifter Fibrillen (Fig. 454 und 455 *mf*). An älteren Larven werden immer mehr Fibrillen (Fig. 454 und 456) ausgeschieden, welche allmählich den Binnenraum des Zylinders ausfüllen. Nur in seiner Achse bleiben Stellen frei, in welchen die kleinen Kerne (*mk*) zu liegen kommen, die, durch

Fig. 454.

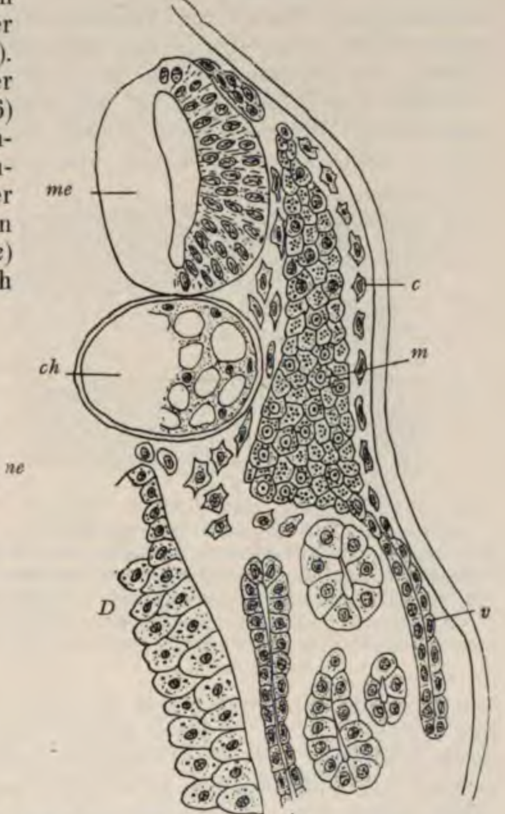


Fig. 453.

Fig. 453. **Querschnitt durch das 12. Rückensegment eines 5,5 mm langen Embryos von Siredon pisciformis.** Nach MAURER. *me* Medullarrohr; *ch* Chorda; *m* Muskelplatte; *c* Coriumplatte; *sc* Sklerotom; *p* Parietalplatte; *vo* Vornierengang.

Fig. 454. **Querschnitt durch eine 5 mm lange Kaulquappe (Rana temporaria).** *m* Muskelplatte; *c* Coriumplatte; *v* ventraler Myotomfortsatz; *ch* Chorda; *me* Nervenrohr; *D* Darm; *p* Parietalplatte.

Teilung des einfachen Mutterkernes entstanden, an Zahl bedeutend zunehmen. Ferner dringt jetzt zwischen die Muskelfasern oder die Primitivbündel (*pb*), wie später die fertigen Elemente heißen, Bindesubstanz mit Blutgefäßen hinein. Während sich so das Myotom (Fig. 454 *m*) in Muskelprimitivbündel umwandelt, hat sich das kleine Sklerotom in das spärliche Gallertgewebe aufgelöst, welches sich um Chorda und Nervenrohr ausbreitet; desgleichen geht die Coriumplatte auf einem etwas späteren Stadium in Mesenchym über. An der oberen

und unteren Kante des Myotoms bleiben embryonale, muskelbildende Epithelzellen noch lange Zeit erhalten und dienen zur Vergrößerung der Muskelsegmente, indem sie nach oben um das Nervenrohr, nach unten in die Bauchwand hineinwachsen (Fig. 454 *v*).

Wie uns die Entwicklung des Amphioxus, der Cyclostomen und Amphibien, welchen sich die Teleostier und Ganoiden anschließen lassen, gelehrt hat, wird bei ihnen der größte Teil des Rückensegmentes für die Anlage der quergestreiften Körpermuskulatur aufgebraucht, dagegen dient nur ein kleiner Rest zur Mesenchymbildung. Es hängt dies damit zusammen, daß bei einem Teil der niederen Wirbeltiere überhaupt die Binde- und Stützsubstanzen im Aufbau ihres Körpers eine geringere Rolle spielen und namentlich während des Larvenlebens in sehr unbedeutender Menge entwickelt werden.

Bei den Selachiern tritt der Anteil, der zum Sklerotom wird, schon in viel höherem Maße hervor, wie bereits bei früherer Gelegenheit (S. 288) dargestellt wurde; aber noch viel mehr ist dies bei den



Fig. 455. **Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer 5 Tage alten Larve von Triton taeniatus.** 500 mal vergrößert. *mk* Muskelkerne; *mf* quer durchschnittene Muskelfibrillen; *dk* Dotterkörner.

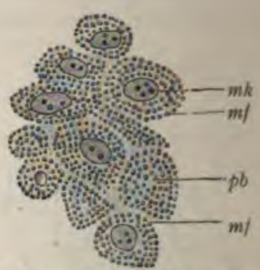


Fig. 456. **Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer 10 Tage alten Larve von Triton taeniatus.** 500 mal vergrößert. *pb* Muskelprimitivbündel; *mf* quer durchschnittene Muskelfibrillen; *mk* Muskelkerne.

drei höheren Wirbeltierklassen der Fall. Nicht nur erreicht bei diesen das Mesenchym im fertigen Körper eine mächtigere Ausbildung und einen nach allen Richtungen höheren Grad von Differenzierung, sondern es wird auch frühzeitiger und gleich in einer reichlicheren Menge angelegt. Daher zeigen denn hier die Rückensegmente bei ihrer Umbildung etwas abweichende Erscheinungen; sie sondern sich von Anfang an in zwei gleich auffällige Anlagen; hinter dem Myotom bleibt das Sklerotom an Zellenreichtum nicht zurück, übertrifft es vorübergehend sogar in manchen Fällen. Es bildet sich aus der ganzen median und ventral gelegenen Wand des Rückensegmentes. Aus ihrer Wucherung entsteht eine Masse kleiner Zellen, die in die Segmenthöhle als Hügel hineinspringt und als der Kern des Rückensegmentes bezeichnet wird (Fig. 315). Durch Absonderung einer weichen Zwischensubstanz rücken die Zellen auseinander und liefern ein Gallertgewebe, welches um Chorda und Nervenrohr herumwächst.

Die zwei anderen, früher unterschiedenen Anlagen, in welche sich das Rückensegment sondert, gehen aus seiner kleineren dorsalen und lateralen Wand hervor, an welcher die Zellen ihre epitheliale Anordnung viel längere Zeit beibehalten (Fig. 315 *ms*). Sie trennen sich

allmählich, gewissermaßen durch eine Art Abfaltung vom Sklerotom, während es sich in Mesenchym umwandelt; denn so müssen wir es wohl bezeichnen, wenn die an das Gallertgewebe anstoßenden Ränder des epithelial gebliebenen Teiles des Rückensegmentes bis zur Berührung einander entgegenwachsen und so eine Platte erzeugen, welche wie bei den Selachiern durch einen breiten Streifen skelettogenen Gewebes von Chorda und Rückenmark getrennt ist. Die Platte setzt sich, wie von einem Kaninchenembryo (Fig. 457) abgebildet ist, aus zwei durch einen feinen Spalt getrennten Epithelblättern zusammen: 1. aus einer inneren Lamelle, dem Myotom (*m*) und 2. aus einer äußeren, dem Ektoderm angrenzenden Coriumplatte (*c*). An den Kanten biegen beide, vermittels des schon erwähnten Keimgewebes, von welchem das Wachstum des Myotoms ausgeht, ineinander um.

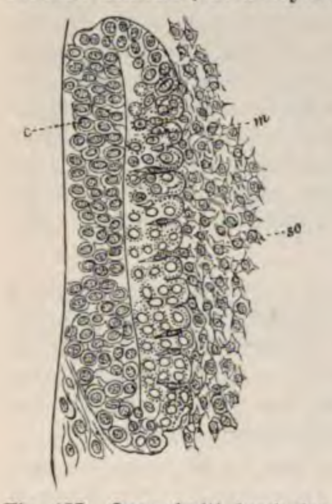


Fig. 457. **Querschnitt durch das 7. Rückensegment eines Kaninchenembryos von 5,6 mm Nackensteißlänge.** Bezirke des Muskelblattes durch Bindegewebe gesondert. Nach MAURER. *c* Cutisplatte; *m* Muskelplatte des Segmentes; *sc* Sklerotom.

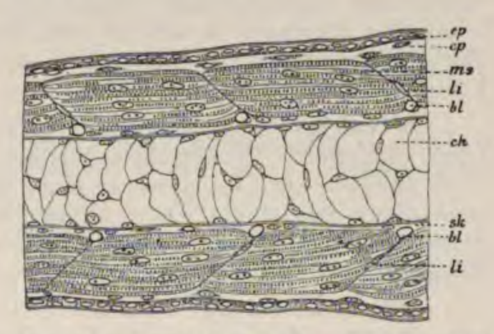


Fig. 458. **Frontalschnitt durch die Mitte des Rumpfes einer schon längere Zeit ausgeschlüpften Tritonlarve,** um die Anordnung der Muskelsegmente *ms* zu zeigen. *ch* Chorda; *ep* Epidermis; *cp* Cutisplatte, embryonales Gallertgewebe; *ms* Muskelsegmente; *li* Ligamenta intermuscularia; *bl* Blutgefäße; *sk* skelettogene Chordascheide.

Auch für die Selachier und höheren Wirbeltiere hat MAURER in einer verdienstvollen Arbeit über die Histogenese des Muskelgewebes nachzuweisen versucht, daß die Muskelfasern aus der epithelialen Anlage, nachdem sie sich in ein Syncytium umgewandelt hat, durch eine Art Faltungsprozeß entstehen, in ähnlicher Weise, wie ich es in der Einleitung für einige Formen des Muskelgewebes der Cölenteraten (vgl. S. 454 u. Fig. 447 A B) geschildert habe. Er gibt von Torpedo (Fig. 303) und vom Kaninchen (Fig. 457) Abbildungen, auf welchen das muskelbildende Epithel im Querschnitt deutlich durch Faltung in kleine Bezirke zerlegt ist, zwischen welche sich feine Scheidewände vom angrenzenden Bindegewebe hineinschieben. Durch weitere Abschnürung werden Muskelprimitivbündel gebildet. MAURER bezeichnet daher auch die letzteren als Epithelbezirke, die von dem Sarkolemm oder der Basalmembran des Muskelepithels eingeschlossen sind.

Für die Entstehung der Rumpfmuskulatur der Wirbeltiere erhält man somit folgende zwei Sätze:

1. Die Muskelelemente entwickeln sich aus Epithelzellen, die von einem begrenzten Bezirke der Rückenseg-

mente, dem Myotom, also in letzter Instanz vom Epithel der Leibeshöhle abstammen.

2. Die epithelialen Produkte werden in ähnlicher Weise wie die aus dem Epithel hervorsprossenden Drüsengänge und Drüsenbläschen von Bindegewebe umwachsen und allseitig eingehüllt.

Betrachten wir jetzt noch etwas genauer die ursprüngliche Anordnung der von den Myotomen gelieferten Muskelmassen. In allen Wirbeltierklassen bieten sich uns hierin ganz gleichartige Verhältnisse dar. Überall erscheint als Grundlage ein sehr einfaches System längsverlaufender, kontraktiler Fasern, die zuerst neben Chorda und Nervenrohr auftreten und sich von hier dorsalwärts nach dem Rücken zu und ventralwärts in die Bauchdecken hinein ausbreiten. Die Muskelmasse wird überall (Fig. 458) durch schräg zur Wirbelsäule verlaufende, bindegewebige Scheidewände (Ligamenta intermuscularia) in einzelne Segmente, Myomeren oder Myotome, abgeteilt. Bei niederen Wirbeltieren erhält sich dieser Zustand, bei höheren macht er einer komplizierteren Anordnung Platz.

In welcher Weise aus dem ursprünglichen System sich die nach Lage und Form so verschiedenartigen Muskelgruppen der höheren Tiere ableiten, kann im einzelnen nicht näher untersucht werden, zumal auch dieses Gebiet der Entwicklungsgeschichte noch wenig bearbeitet worden ist; nur auf zwei Punkte, welche bei der Differenzierung der Muskelgruppen in Frage kommen, sei hier aufmerksam gemacht.

Erstens ist ein sehr wichtiger Faktor in der Ausbildung des Skeletts gegeben, das mit seinen Fortsätzen Ansatzpunkte für Muskelfasern bietet. Diese finden hierdurch Gelegenheit, sich von der übrigen Masse abzusondern.

Zweitens wirkt auf eine größere Differenzierung der Muskulatur die Entwicklung der Gliedmaßen hin, die als Höcker zur Seite des Rumpfes entstehen (Fig. 398 u. 399). Ihre Muskulatur, welche bei höheren Wirbeltieren sehr kompliziert angeordnet ist, erhalten die Gliedmaßen, wie wir durch die Untersuchungen von Kleinenberg und Balfour, sowie neuerdings durch die überaus beweisenden Angaben von Dohrn, Rabl usw. erfahren haben, gleichfalls von den Myotomen.

Bei den Selachiern, bei welchen die Vorgänge am klarsten zu überschauen sind, sprossen je zwei „Primärknospen", eine vordere und eine hintere, aus den ventralen Kanten einiger Myotome hervor (Fig. 459) und wachsen in die Anlagen der paarigen Flossen hinein. Die Tatsache, daß immer von einer größeren Anzahl von Myotomen Knospen an eine Flosse abgegeben werden, ist beachtenswert, weil damit die Extremität sich als eine Bildung erweist, die mehreren Körperabschnitten angehört. Die Muskelknospen für die Extremitäten lösen sich bald ganz von den Myotomen ab; sie stellen kleine Säckchen dar, die von einem einschichtigen, niedrigen Zylinderepithel ausgekleidet werden und eine kleine Höhle einschließen. Im weiteren Verlauf teilt sich jede Primärknospe in eine dorsale und eine ventrale Hälfte, in die beiden Sekundärknospen, welche sich in die Muskelfasern für die entgegengesetzten Flossenflächen umbilden.

Einen guten Einblick in die Entwicklung der Extremitätenmuskulatur gibt uns auch ein in Fig. 460 abgebildeter Längsschnitt durch ein Stück Rumpfwand eines Störembryos. Er zeigt uns eine Anzahl

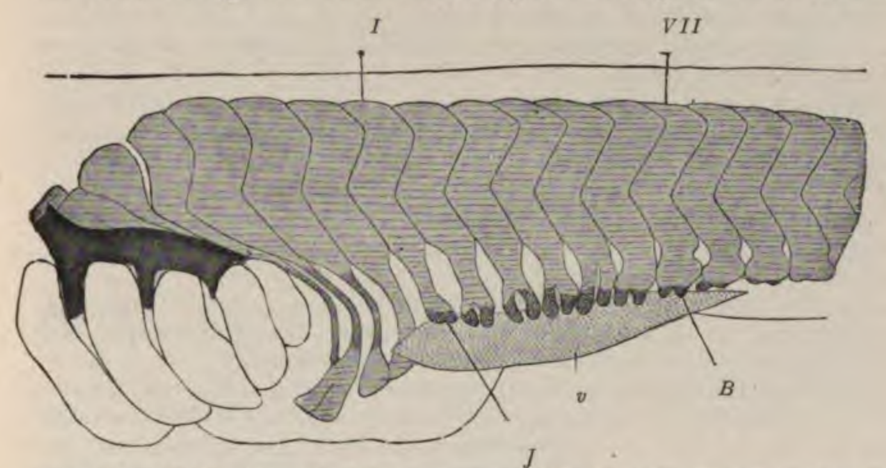


Fig. 459. **Vordere Rumpfmyotome und metotische Rumpfsegmente eines 19 mm langen Embryos von Spinax niger.** Nach BRAUS. *v* Brustflosse; *J—B* Muskelknospen der Brustflosse; *I—VII* Rumpfmyotome.

von Myotomen, die durch die Ligamenta intermuscularia scharf voneinander getrennt sind und an ihrer ventralen Kante Muskelknospen für die Beckenflosse aussenden.

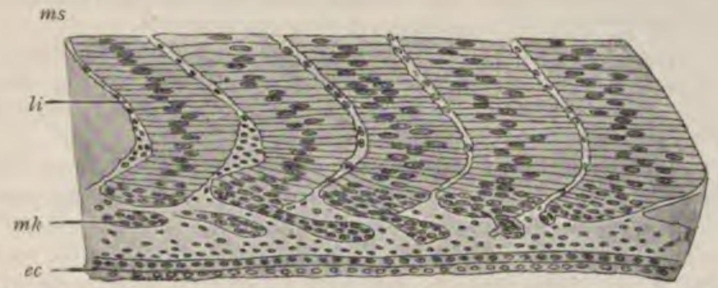


Fig. 460. **Sagittalschnitt durch Myotome mit Muskelknospen für die Beckenflosse eines 5 Tage alten Störembryos.** Nach MOLLIER. *ec* Ektoderm; *li* Ligamenta intermuscularia; *mk* Muskelknospen; *ms* Muskelsegmente.

Bei den höheren Wirbeltieren hat man kompakte Muskelknospen der beschriebenen Art als Anlagen der Extremitätenmuskulatur nicht nachweisen können. Wahrscheinlich findet hier eine abgekürzte Entwicklung in der Weise statt, daß aus der ventralen Kante der Myotome einzelne Myoblasten in das Mesenchym der sich entwickelnden Extremität eindringen, sich in ihm vermehren und in Muskelfasern umwandeln.

B. Die Kopfsegmente.

Über die Entwicklung des Kopfes sind in den letzten Jahren wichtige Arbeiten von GÖTTE, BALFOUR, MARSHALL, WIJHE, FRORIEP, RABL, KUPFFER, KILLIAN, PLATT u. a. erschienen. Sie haben zu

dem belangreichen Ergebnis geführt, daß sich die Leibeshöhle bis in den Kopf hinein fortsetzt und daß auch hier durch Einfaltung aus ihrer Wand eine Anzahl von Segmenten entsteht. Am deutlichsten treten die Verhältnisse bei den Selachiern hervor.

Wenn bei den Selachiern die mittleren Keimblätter in die Kopfanlage hineingewachsen sind, so weichen sie hier wie im Rumpf frühzeitig auseinander und fassen so jederseits einen engen, spaltförmigen Raum, die Kopfhöhle, zwischen sich. Diese hängt nach hinten mit der allgemeinen Leibeshöhle zusammen. Hieraus folgt, daß beim Embryo die beiden primitiven Leibessäcke (Cölomsäcke) eine größere Ausdehnung als später besitzen, da sie bis in den vordersten Teil der Embryonalanlage, bis in den Kopf, hineinreichen.

Das Kopfmesoderm geht weiterhin bei den Selachiern eine Segmentierung ein. Über die Art und Bedeutung derselben weichen aber die Ansichten der einzelnen Forscher weit auseinander.

Nach WIJHE, dessen Darstellung in ihren Grundzügen mit GEGENBAURS Schädeltheorie gut harmoniert und von seiten HOFFMANNS volle Bestätigung gefunden hat, gliedern sich die Wandungen der Kopfhöhle in ähnlicher Weise wie die Wandungen der Leibeshöhle in einen ventralen und einen dorsalen Abschnitt. Dann aber tritt zwischen Kopf und Rumpf ein wichtiger Unterschied hervor: im Rumpf wird nur der dorsale Abschnitt, im Kopf aber sowohl der dorsale als auch der ventrale, ein jeder in einer für ihn eigenartigen Weise, segmentiert.



Fig. 461. **Querschnitt durch den vorletzten Schlundbogen eines Pristiurusembryos.** Nach BALFOUR. *ep* Epidermis; *vc* innere Schlundtasche; *pp* Segment der Leibeshöhle im Schlundbogen; *aa* Schlundbogengefäß (Aortenbogen).

Der ventrale Teil der Kopfhöhle zerfällt, infolge der Entwicklung der Schlundspalten, in einzelne Segmente (Branchiomeren, AHLBORN), von welchen das erste vor der ersten Spalte, die übrigen zwischen zwei Spalten gelegen sind. Jedes Segment (Fig. 461) besteht aus einer von Zylinderzellen gebildeten Wand und schließt einen engen Hohlraum ein. Mit dem es einhüllenden Bindegewebe stellt es den die einzelnen Schlundspalten voneinander trennenden Viszeralbogen dar; daher denn auch die von der Kopfhöhle sich herleitenden Spalträume als Viszeralbogenhöhlen von WIJHE bezeichnet worden sind. Diese kommunizieren eine Zeitlang unter den Kiementaschen mit dem das Herz einschließenden Perikardialraum. Dann aber beginnen sie sich zu schließen; ihre Wandungen legen sich zusammen; aus dem Zylinderzellenepithel der medialen Lamelle entwickeln sich quergestreifte Muskelfasern, welche die Kiefer- und die Kiemenmuskeln liefern. Die laterale Lamelle löst sich in Bindegewebe auf.

Somit ergibt sich für den Kopfabschnitt der Wirbeltiere der wichtige Satz: die Kopfmuskulatur entwickelt sich nicht nur aus den Kopfsegmenten, sondern auch aus einem Teil des Epithels der Kopfhöhle, welcher den nicht zur Muskelbildung beitragenden Seitenplatten am Rumpfe zu vergleichen ist.

Was den dorsalen Teil des mittleren Keimblattes im Kopfabschnitte betrifft, so zerfällt er wie am Rumpf in Segmente, die bei den

Selachiern, neun an Zahl, eine Höhlung umschließen, mit Ausnahme des 1. Segmentes, welches solid ist. Sie entstehen zuerst in der Hinterhauptsgegend und vermehren sich von da nach vorn. Die Segmentierung des gesamten Körpers vollzieht sich daher bei den Selachiern, was übrigens auch für alle übrigen Wirbeltiere gilt, in der Weise, daß sie in der Nackengegend beginnt und von hier einerseits nach hinten zum Schwanzende, andererseits nach vorn fortschreitet.

Die Wandungen der Segmente des Kopfes liefern zum Teil Muskeln, zum Teil bilden sie sich zurück. Aus den drei ersten Paaren gehen, wie MARSHALL und WIJHE im einzelnen nachgewiesen haben, die Augenmuskeln hervor. Das 1. Segment legt sich becherförmig um die Augenblase herum und differenziert sich in die Muskeln, welche vom Nervus oculomotorius versorgt werden, in Musculus rectus superior, rectus inferior und obliquus inferior. Das zweite Paar läßt den Obliquus superior und das dritte Paar den Rectus externus entstehen. Das 4.—6. Segment geht zugrunde, während aus den drei letzten sich die Muskeln entwickeln, welche vom Schädel zum Schultergürtel ziehen.

Von der Darstellung WIJHES weichen DOHRN, KILLIAN und JULIA PLATT vornehmlich in dem einen Punkte ab, daß sie das Kopfmesoderm in eine viel größere Anzahl von Segmenten zerfallen lassen. So findet DOHRN an Stelle der neun Segmente VAN WIJHES bei jungen Selachierembryonen nicht weniger als 19, KILLIAN ihrer 17—18 und JULIA PLATT ihrer 12.

Eine strenge, von HOFFMANN aber als unberechtigt zurückgewiesene Kritik legt RABL an die Segmenttheorie des Kopfes an. In seinem ganz vorderen Abschnitt kann er überhaupt kein Gebilde finden, das man einem Körpersegment zu vergleichen berechtigt sei. „Allerdings erfahre hier das mittlere Keimblatt eine Gliederung in einzelne Abschnitte, aber diese Gliederung sei von ganz anderer Art als jene, welche das mittlere Keimblatt des Rumpfes erfahre. Diese Verschiedenheit spreche sich nicht bloß in der Art des Auftretens der Grenzfurchen zwischen den einzelnen Abschnitten und darin aus, daß die einzelnen Abschnitte nie so vollständig voneinander geschieden werden wie die Ursegmente des Rumpfes, sondern auch in der ganzen weiteren Ausbildung und Differenzierung dieser vermeintlichen Segmente."

Nur an der Zusammensetzung des Hinterkopfes läßt RABL einige Körpersegmente teilnehmen; doch dürfte ihre Zahl nach seiner Meinung kaum mehr als drei, vielleicht nur zwei betragen.

„Wir wissen auch heute noch nicht", so faßt RABL das ziemlich negative Ergebnis seiner Kritik zusammen, „wie viele Segmente in die Bildung des Kopfes einbezogen werden."

Bei den übrigen Wirbeltieren ist die Umwandlung des mittleren Keimblattes im Kopf noch in einer viel weniger erschöpfenden Weise wie bei den Selachiern untersucht worden. Zur Entwicklung von Kopfhöhlen scheint es nicht zu kommen, indem die mittleren Keimblätter jederzeit aufeinander gepreßt bleiben. Im übrigen wissen wir, daß auch hier Kopfsegmente in geringer Anzahl nachweisbar sind. GÖTTE beschreibt bei der Unke deren vier Paar; FRORIEP findet bei Säugetieren in der Occipitalregion jederseits vier Muskelsegmente, die von hinten nach vorn an Größe abnehmen, und von denen die beiden vordersten sich später zurückbilden sollen. Im einzelnen ist noch manches durch genauere Untersuchung aufzuklären.

Was endlich die spezielle Entwicklungsgeschichte der einzelnen Muskelgruppen des Rumpfes, des Kopfes, der Extremitäten, des Kehlkopfes, des Dammes usw. betrifft, so gibt hierüber eine zusammenfassende Darstellung von WARREN und LEWIS in dem Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen von KEIBEL und MALL eine eingehende Auskunft. Auch finden sich hier zahlreiche Abbildungen von Muskelpräparaten menschlicher Embryonen auf jüngeren und älteren Stadien.

II. Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane, der Nebenniere.

Die Harn- und Geschlechtsorgane haben anatomisch und genetisch so viele Beziehungen zueinander, daß dadurch eine gemeinsame Besprechung notwendig wird.

Einmal nehmen beide ihren Ursprung an einer und derselben Stelle der epithelialen Auskleidung der Leibeshöhle; zweitens treten Teile des Harnsystems späterhin in den Dienst des Geschlechtsapparates; denn sie liefern die Wege oder Kanäle, die mit der Ausführung der Eier und des Samens betraut werden. Mit Recht faßt man daher auch in der Anatomie die beiden genetisch verbundenen Organsysteme unter dem gemeinsamen Namen des Urogenitalsystems oder des Harn-Geschlechtsapparates zusammen.

Wir wenden uns hiermit wieder zu einem der interessantesten Abschnitte der Entwicklungsgeschichte. Gerade in morphologischer Hinsicht beansprucht das Urogenitalsystem Interesse, weil sich an ihm eine große Anzahl von wichtigen Umwandlungen während des embryonalen Lebens vollzieht. Bei den höheren Wirbeltieren werden zuerst die Vorniere und die Urniere angelegt, Organe, die von vergänglicher Natur sind, die zum Teil wieder verschwinden und durch die Nachniere ersetzt werden, zum Teil sich nur in ihren Ausführwegen erhalten. Die vergänglichen Bildungen aber entsprechen Organen, die bei niederen Wirbeltieren dauernd in Funktion sind.

Seit einer Reihe von Jahren ist das Kapitel „Harn-Geschlechtsorgane“ durch Untersuchung jeder einzelnen Wirbeltierklasse von den verschiedensten Seiten sorgfältig durchgearbeitet worden, nachdem durch die vortrefflichen Untersuchungen von WALDEYER und von SEMPER die Aufmerksamkeit der Forscher auf eine Reihe ganz neuer und unerwarteter Erscheinungen gelenkt worden war. Es ist eine umfangreiche Literatur entstanden, in welcher die Abhandlungen von SEDGWICK, VAN WIJHE, RÜCKERT, BOVERI, FÜRBRINGER, MIHALKOVICS, RABL, FELIX besonders hervorzuheben sind; viele wichtige Tatsachen sind ans Tageslicht gefördert worden.

Wie in mehreren früheren Kapiteln, werde ich hier auch der Darstellung eine breitere Grundlage dadurch geben, daß ich die niederen Wirbeltiere bei einzelnen Fragen zum Teil etwas eingehender berücksichtige.

Ich beginne mit der Entwicklung der Harnorgane und schicke, ehe ich auf die Darstellung der einzelnen Verhältnisse eingehe, einige einleitende Bemerkungen über die Körperregion voraus, in welcher sich die drei oben unterschiedenen Abschnitte des Exkretionssystems, nämlich die Harnkanälchen der Vorniere, der Urniere und der Nachniere, entwickeln. Ihr gemeinsamer Mutterboden ist das Übergangs-

gebiet der Rückensegmente in die Seitenplatte. Bevor sich beide Abschnitte vollständig voneinander trennen, entstehen durch allmähliche Abschnürung zwischen ihnen dünnere Verbindungsstränge, die längere Zeit erhalten bleiben und von FELIX als Ursegment-, resp. Segmentstiele bezeichnet werden (Fig. 462 *sst*). In manchen Wirbeltierklassen zeigen sie vorübergehend eine enge Höhlung, durch welche die Segmenthöhle und das Cölom untereinander verbunden werden; bei anderen ist das Lumen geschwunden; die Segmentstiele sind daher solide Zellstränge. Infolge ihrer Abstammung aus den Rumpfsegmenten sind sie streng metamere Bildungen. Mit fortschreitender Entwicklung lösen sie sich von den Rückensegmenten ab, während sie mit den Seitenplatten oder dem Epithelüberzug der Leibeshöhle entweder dauernd oder wenigstens noch längere Zeit in Verbindung bleiben. Im ersteren Fall entstehen an der Verbindungsstelle die charakteristischen Nierentrichter oder Nephrostome.

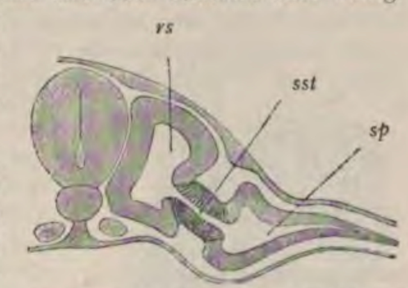


Fig. 462. **Schematische Darstellung der Differenzierung des Mesoderms.** Nach FELIX. *rs* Rückensegment; *sst* Segmentstiel (dunkler schraffiert) *sp* Seitenplatte. Alle drei Abschnitte sind noch mit Höhlungen versehen.

Die einzelnen Segmentstiele sind namentlich bei niederen Wirbeltieren und im vorderen Rumpfabschnitt deutlich voneinander gesondert, bei höheren Wirbeltieren und kaudalwärts verlieren sie gewöhnlich ihre Abgrenzung, indem sie dicht hintereinander zusammengedrängt sind und eine scheinbar einheitliche Zellenmasse bilden, den nephrogenen Gewebsstrang; aus diesem sondern sich dann erst im Laufe der weiteren Entwicklung wieder Kanälchen deutlich ab.

a) Die Vorniere (Pronephros) und der Vornierengang.

Das erste, wodurch sich die Entstehung des Harn-Geschlechtsapparates bemerkbar macht, ist die Anlage der Vorniere. Es ist dies eine Bildung, welche jetzt bei den Embryonen aller Wirbeltiere nachgewiesen ist, aber bei einigen eine größere, bei anderen eine geringere Rolle spielt. Bei einigen (Myxine, Bdellostoma, Knochenfischen) bleibt sie dauernd erhalten; bei anderen, wie den Amphibien, wächst sie während des Larvenlebens zu einem ansehnlichen Organ heran, das nach der Metamorphose wieder verkümmert; bei den Selachiern und Amnioten endlich bleibt ihre Anlage von vornherein sehr rudimentär. In diesem Falle hat man sie früher für das vordere Ende des Urnierenganges gehalten, bis durch die vergleichende Embryologie die richtigen Gesichtspunkte gewonnen worden sind.

Für die Entwicklung der Vorniere wähle ich die Selachier, Amphibien und Vögel als Beispiele.

Bei Selachierembryonen mit etwa 27 Segmenten legt sich die Vorniere, in der Gegend des 3. oder 4. Segmentes beginnend, nach rückwärts an. Dort, wo der segmentierte in den unsegmentierten Teil des mittleren Keimblattes übergeht, wachsen aus der Ansatzstelle mehrerer Segmentstiele, und zwar aus dem parietalen Blatt eine Anzahl segmental hintereinander angeordneter Zellstränge, die Vornierenkanälchen hervor (Fig. 464 *vn*), bei Torpedo sechs, bei Pristiurus vier, die

nach rückwärts umbiegen und sich mit den umgebogenen Enden untereinander zu dem Vornierenwulst (Fig. 464 *vnw*) verbinden. Bald darauf erhalten einmal die Anlagen der Vornierenkanälchen durch Auseinanderweichen der Zellen kleine Höhlungen in ihrem Inneren, zweitens wächst der Vornierenwulst nach hinten zu einem Zellstrang aus, der anfangs solid ist, später ausgehöhlt wird. Auf diese Weise ist jetzt zwischen Epidermis und parietalem Mittelblatt ein Längskanal, der Vornierengang (Fig. 463 *vn*), entstanden, der sich über mehrere Rumpfsegmente erstreckt und durch mehrere hintereinander gelegene Öffnungen oder Vornierentrichter mit der Leibeshöhle verbunden ist (Fig. 469 *vn*).

Kurze Zeit nach ihrer Entstehung erleidet die Anlage in ihrer vorderen Hälfte eine vollständige Rückbildung: die hintere Hälfte dagegen entwickelt sich weiter, weitet sich aus, bleibt aber mit der Leibeshöhle nur durch einen einzigen Nierentrichter in Zusammenhang

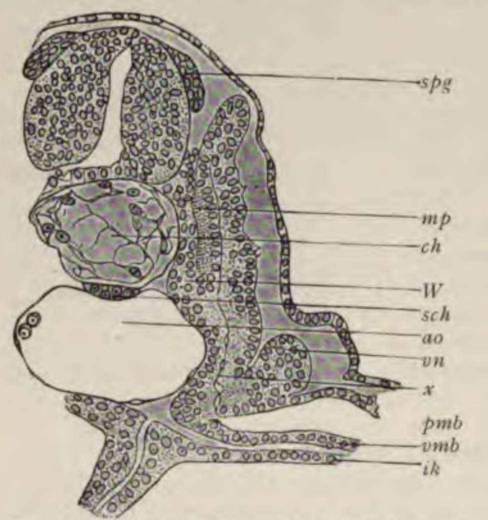


Fig. 463. **Querschnitt durch einen Embryo von Pristiurus.** Nach Rabl. *ch* Chorda; *spg* Spinalknoten; *mp* Muskelplatte des Rückensegments; *W* skelettogenes Gewebe, das aus der medialen Wand des Segmentes hervorgewuchert ist; *sch* subchordaler Strang; *ao* Aorta; *ik* inneres Keimblatt; *pmb*, *vmb* parietales, viszerales Mittelblatt; *vn* Vorniere; *x* Spalt im Rückensegment, welcher noch mit der Leibeshöhle in Zusammenhang steht.

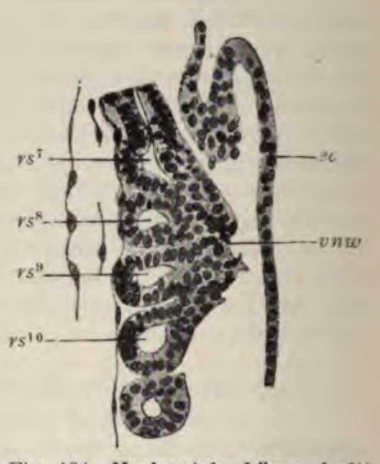


Fig. 464. **Horizontaler Längsschnitt durch die Vornierenanlage eines Pristiurusembryos mit 33 Rückensegmentpaaren.** Nach Rabl. Vergr. 140:1. Der Schnitt geht durch sämtliche vier, den Vornierenwulst bildende Kanälchen. *ec* Ektoderm; s^7—rs^{10} 7.—10. Rückensegment; *vnw* Vornierenwulst.

(Fig. 469 *vn*), sei es nun, daß, wie Wijhe angibt, die mehrfachen Trichter zu einem einzigen verschmolzen sind, sei es, daß nach der Darstellung von Rückert alle Trichter bis auf einen einzigen sich schließen und zurückbilden.

Auch bei den Amphibien legt sich die Vorniere an der Stelle, wo sich Rückensegmente und Seitenplatten voneinander getrennt haben, dadurch an, daß an dem parietalen Blatt der letzteren einzelne solide, segmental angeordnete Wucherungen entstehen (Mollier, Field). Dieselben höhlen sich weiterhin aus (Fig. 465 *u*) und verbinden sich an ihren, den äußeren Keimblatt zugewandten Enden zu einem Längs-

kanal. Der so entstandene Vornierengang (Fig. 465 *u*) hängt bei Rana und Bombinator durch drei Nierentrichter, bei Triton und Salamander durch zwei mit der Leibeshöhle zusammen, die hier etwas erweitert ist und als „Vornierenkammer“ bezeichnet wird. Die ganze Anlage gewinnt bald darauf während des Larvenlebens eine stattliche Ausbildung dadurch, daß die Nierentrichter zu langen, sich vielfach schlängelnden Röhren (Vornierenkanälen) auswachsen (FÜRBRINGER, GÖTTE) (Fig. 467).

Bei den Vögeln, an welche sich die Verhältnisse bei den Reptilien und Säugetieren (RABL) anschließen lassen, tritt die Vorniere in ähnlicher Weise wie bei den Selachiern in mehr oder minder verkümmerter Form auf (SEDGWICK, GASSER, RANSON, SIEMERLING, WELDON, MIHALKOVICS, FELIX). Sie macht sich zuerst bemerkbar bei Hühnerembryonen von acht Rückensegmenten in der Gegend des 5.—7. Segmentes und entwickelt sich von hier bei älteren Embryonen nach rückwärts bis in die Gegend des 12. (SEDGWICK) oder 15. (FELIX) Segmentes. Nach ihrer Entstehung bleiben die Rückensegmente, wie in Fig. 466 sehr deutlich zu sehen ist, noch einige Zeit mit den Seitenplatten durch segmental angeordnete Zellstränge in Verbindung, die zuweilen auch noch eine feine Höhle erkennen lassen und als Segmentstiele (Mittelplatte oder intermediäre Zellmasse) zusammengefaßt werden. Nach den neueren Untersuchungen von FELIX treten auch beim Hühnerembryo einzelne segmental angeordnete, nach dem äußeren Keimblatt zu gerichtete Auswüchse der Segmentstiele auf, zuerst im Bereich des 4.—8. Segmentes, dann allmählich nach hinten bis zum 15. Segment fortschreitend. Indem sie sich wieder nach hinten umlegen und untereinander verbinden, geben sie einem zwischen äußerem und mittlerem Keimblatt gelegenen Längskanal (Fig. 466 *Wd*), dem Vornierengang, den Ursprung. Später lösen sich die Rückensegmente von der Mittelplatte ganz ab. Die ursprünglich soliden Zellstränge der Vorniere erhalten eine deutliche Höhle und bleiben durch einzelne Trichter mit der Leibeshöhle in Verbindung stehen.

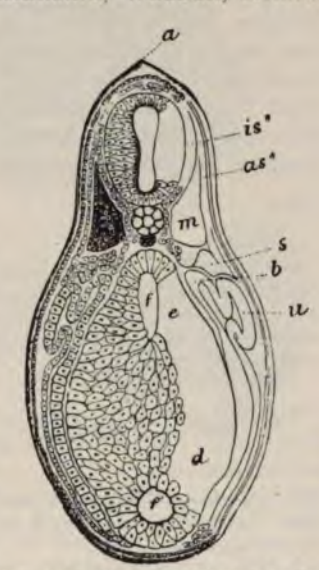


Fig. 465. **Querschnitt durch eine sehr junge Kaulquappe von Bombinator in der Gegend des vorderen Endes des Dottersackes.** Nach GÖTTE. *a* Falte des äußeren Keimblattes, die sich in die Rückenflosse fortsetzt; *is''* Rückenmark; *m* Seitenmuskel; *as''* äußere Zellschicht der Muskelplatte; *s* Mesenchymzellen; *b* Übergang des parietalen in das viszerale Mittelblatt; *u* Vorniere; *f* Darmhöhle; *e* Darmblatt, in die Dotterzellenmasse *d* übergehend; *f'* ventraler Blindsack des Darmes, der zur Leber wird.

Eine eigenartige Beschaffenheit gewinnt endlich die Vorniere, wie es scheint, bei allen Wirbeltieren noch dadurch, daß sich in der Nähe ihrer Trichter einzelne pilzförmige Wucherungen aus der Wand der Leibeshöhle, und zwar links und rechts von der Ansatzstelle des Darmgekröses entwickeln. In jede Wucherung dringt von der Aorta ein Blutgefäß und löst sich hier ähnlich wie in den MALPIGHIschen Körperchen der Niere in ein Bündel von Kapillaren auf, die sich gleich darauf wieder zu einem abführenden Gefäß vereinigen.

Später geht meist aus den segmental angelegten Wucherunge
des Bauchfelles mit ihrer charakteristischen Gefäßanordnung ein größeres
einheitliches Gebilde hervor, das in der Literatur als der **äußere Vor
nierenknäuel** (**Vornierenglomerulus**) bekannt ist (Fig. 467 *gl*)
Über seine Lagebeziehungen zum Darmgekröse und zu den Vornieren
trichtern (*ntr*) gibt der Querschnitt (Fig. 465) durch die Vorniere eine
12 mm langen Larve von Rana temporaria eine klare Vorstellung
Der neben dem Mesenterium gelegene äußere Glomerulus eines etw
100 Stunden bebrüteten Hühnerembryos ist in Fig. 468 (*gl*) zu sehen

Nur bei denjenigen Wirbeltieren, bei denen die Vorniere vor
übergehend wirklich in Funktion tritt, wie bei den Larven der Am
phibien, bei Cyclostomen und Teleostiern, erreicht ihr Glomerulu
eine ansehnliche Entwicklung, während er bei den Selachiern und de
Amnioten (Fig. 468 *gl*) rudimentär bleibt und später ganz rückgebilde
wird. Im ersten Fall wird wahrscheinlich durch diese Einrichtun
Flüssigkeit oder Harnwasser ausgeschieden, das dann durch die Öff
nungen der Vornierenkanälchen aufgenommen und durch den gleic

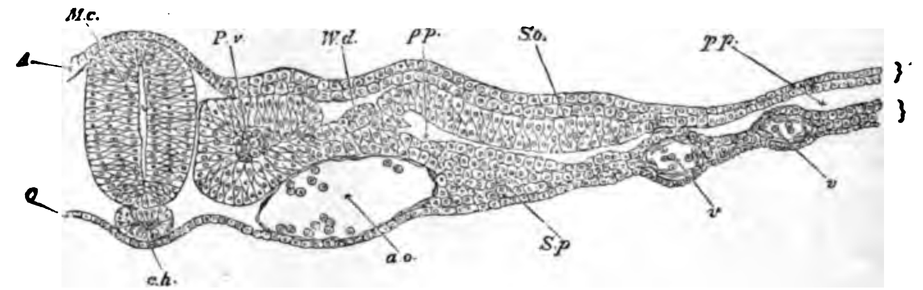


Fig. 466. **Querschnitt durch die Rückengegend eines Hühnerembryos von 45 Stunde**
Nach Balfour. Der Schnitt zeigt das mittlere Keimblatt teilweise gesondert in da
Rückensegment (*Pv*) und die Seitenplatte, welche die Leibeshöhle (*pp*) zwische
sich faßt. *Mc* Medullarrohr; *Pv* Rückensegment; *So* Rumpfplatte; *Sp* Darmplatte
pp Leibeshöhle; *ch* Chorda; *A* äußeres Keimblatt; *C* inneres Keimblatt; *ao* Aorta
v Blutgefäß; *Wd* Vornieren- oder Wolffscher Gang.

zu besprechenden Vornierengang nach außen entleert wird. Bemerkens
wert und für die Struktur der Vorniere charakteristisch ist dabei de
eine Punkt, daß der Gefäßknäuel sich nicht in der Wand der Vornieren
kanälchen selbst, wie es bei den Kanälchen der Urniere der Fall is
sondern in der Wand der Leibeshöhle entwickelt hat, so daß nur durc
ihre Vermittlung das Harnwasser abgeführt werden kann. Zu diese
Zweck hat sich bei vielen Wirbeltieren noch der vordere Abschnitt de
Leibeshöhle, der den Gefäßknäuel und die Vornierentrichter enthäl
gegen den übrigen Abschnitt mehr oder minder vollständig abgeschlosse
indem zwischen parietalem und viszeralem Blatt des Bauchfelles Ve
wachsungen nachträglich zustande gekommen sind und eine Art **Vo
nierenkammer** hervorgerufen haben. Bei den Teleostiern ist die Vo
nierenkammer vollständig abgeschlossen, teilweise dagegen nur b
Lepidosteus, Ichthyophis, Krokodilen und Cheloniern.

In welcher Weise mündet nun aber die Vorniere nach außen?

Es geschieht dies durch den Vornierengang, der sich in der obe
beschriebenen Weise unmittelbar im Anschluß an die Vorniere en
wickelt. Vorn entstanden, wächst er allmählich so weit nach hinte
bis er den Enddarm erreicht und sich in die Kloake öffnet. Man find

ihn bei allen Wirbeltieren in der Gegend, wo die Rückensegmente an die Seitenplatte angrenzen. Zurzeit seiner Entstehung ist er immer dicht unter dem äußeren Keimblatt gelegen (Fig. 466 *Wd*, 465 *u*); später entfernt er sich immer weiter von ihm und rückt in größere Tiefe,

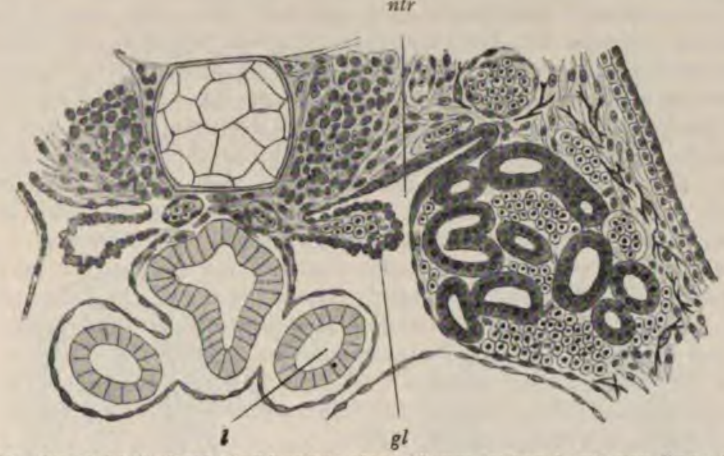


Fig. 467. **Querschnitt durch die Vorniere einer 12 mm langen Larve von Rana temporaria in der Höhe des zweiten Nephrostoms.** Vergr. 90:1. Nach FÜRBRINGER. Der äußere Glomerulus liegt jederseits in einem dorsalen Abschnitt der Leibeshöhle, welche durch die vorspringende Lungenanlage von der übrigen Leibeshöhle bereits etwas abgesetzt wird. *gl* äußerer Glomerulus; *l* Lunge; *ntr* Vornierentrichter.

indem sich embryonales Bindegewebe dazwischen schiebt (Fig. 475 *wd* u. Fig. 470 *ug*). Der Kanal hat eine Anzahl verschiedener Namen erhalten und wird in der Literatur als Vornierengang, Urnierengang, WOLFFscher Gang oder Segmentalgang aufgeführt. Die verschiedene Benennung erklärt sich daraus, daß der Kanal im Laufe der Entwicklung des Nierensystemes seine Funktion wechselt und ursprünglich nur für die Vorniere, später für die Urniere als Ausführungsgang dient.

Über die Entstehung des Kanales haben lange Zeit die Ansichten hin und her geschwankt. Aus den vielen, oft widersprechenden Untersuchungen scheint sich mir jetzt folgender Tatbestand zu ergeben, zu welchem auch FELIX in seiner zusammenfassenden Darstellung der Harnorgane gekommen ist.

Fig. 468. **Querschnitt durch den äußeren Glomerulus eines Vornierenkanälchens eines Hühnerembryos von ungefähr 100 Stunden.** Nach BALFOUR. *gl* Glomerulus; *ge* Peritonealepithel; *Wd* Urnierengang; *ao* Aorta; *me* Mesenterium. Das Vornierenkanälchen und sein Zusammenhang mit dem Glomerulus sind in dieser Figur nicht angegeben.

Bei allen Wirbeltieren, mit Ausnahme des Amphioxus, entwickelt sich der vordere Abschnitt des Vornierenganges aus dem mittleren Keimblatt in der Weise, daß die früher beschriebenen, in geringer Anzahl segmental entstandenen Vornierenkanälchen mit ihren freien Enden nach hinten

umbiegen und sich untereinander verbinden. Der mittlere und der hintere Abschnitt dagegen zeigen nach den einzelnen Wirbeltierklassen eine zweifach verschiedene Bildungsweise.

Bei Knochenfischen, Selachiern (?), Amphibien, Reptilien und Vögeln endet der Vornierengang, wenn sich sein vorderer Abschnitt aus dem mittleren Keimblatt eben angelegt hat, nach hinten als ein Höcker, welcher in den Zwischenraum zwischen äußerem und mittlerem Keimblatt frei vorspringt. Der Höcker wächst dann durch Vermehrung seiner eigenen Zellen allmählich in die Länge, bis er den Enddarm erreicht und mit seiner Wand verschmilzt (MOLLIER, FIELD und ältere Autoren). Der mittlere und der hintere Abschnitt des Vornierenganges schnürt sich also weder vom äußeren noch vom mittleren Keimblatt ab, wie von dieser oder jener Seite behauptet worden ist, noch bezieht er überhaupt von ihnen Zellmaterial zu seiner Vergrößerung.

Die zweite Bildungsweise trifft man bei den Säugetieren an (HENSEN, FLEMMING, Graf SPEE, KEIBEL). Wenn bei ihnen die Vorniere eben aus den Wucherungen des mittleren Keimblattes entstanden ist, setzt sich das hintere Ende des Vornierenganges, anstatt als Höcker nach hinten frei aufzuhören, alsbald mit dem äußeren Keimblatt in feste Verbindung und erscheint auf dem Querschnittsbild eine Strecke weit als leistenartige Verdickung desselben.

Durch das Studium verschieden alter Embryonen läßt sich dann weiter beobachten, daß sich die leistenartige Verdickung des äußeren Keimblattes immer weiter nach rückwärts verlagert, während nach vorn von dieser Stelle der Gang sich abgelöst hat und selbständig geworden ist. Man findet also immer nur das hinterste Ende des in die Länge wachsenden Vornierenganges mit dem äußeren Keimblatt innig verbunden. Doch liegen die Verhältnisse zurzeit noch so, daß sich aus den verschiedenen Beobachtungen nicht ohne weiteres feststellen läßt, ob an der Verbindungsstelle eine Abgabe von Zellenmaterial aus dem äußeren Keimblatt erfolgt, oder ob das Material des Ganges aus der nach hinten auswachsenden (mesoblastischen) Vornierenanlage allein hervorgeht.

Nach älteren Angaben von WIJHE, BEARD und RÜCKERT sollte das hintere Ende des Vornierenganges in ähnlicher Weise wie bei den Säugetieren auch bei den Selachiern mit dem äußeren Keimblatt während seiner Größenzunahme nach hinten verschmolzen sein. Nach RABL, dem sich auch FELIX anschließt, soll es sich nur um eine Anlagerung ohne Verschmelzung handeln.

Anmerkung. Den Bemühungen von BOVERI und WEISS (1890) ist es endlich gelungen, das immer vergeblich gesuchte Harnorgan des Amphioxus aufzufinden. Es liegt im Bereich des Kiemenkorbs und besteht aus zahlreichen, segmental angeordneten flimmernden Drüsenkanälchen.

Von diesen beginnt ein jedes mit mehreren Flimmertrichtern auf der Oberfläche des am Kiemendarm gelegenen Abschnittes der Leibeshöhle und durchsetzt in schräger Richtung die Rumpfwand, um nach kurzem Verlauf mit einer einzigen Öffnung in den Peribranchialraum auszumünden. Da der Peribranchialraum des Amphioxus durch Faltenbildung des äußeren Keimblattes entsteht, liegen die Außenmündungen der einzelnen Nierenkanälchen hintereinander im Bereich der ursprünglichen Hautfläche des Körpers und sind erst nachträglich in einen besonderen Hohlraum gemeinschaftlich aufgenommen worden.

b) Die Urniere (Mesonephros, WOLFFscher Körper). Der Urnieren- oder WOLFFsche Gang.

Nach Ablauf eines bald kürzeren, bald längeren Zeitintervalls seit Entstehung der Vorniere entwickelt sich bei allen Wirbeltieren

eine noch umfangreichere, zur Harnsekretion dienende Drüse, die Urniere oder der WOLFFsche Körper. Frühzeitiger entwickelt sie sich dort, wo die Anlage der Vorniere von Anfang an nur eine rudimentäre ist, wie bei den Selachiern und Amnioten, relativ spät dagegen tritt sie bei denjenigen Wirbeltieren auf, bei denen die Vorniere vorübergehend zur Funktion gelangt, wie bei den Amphibien und Teleostiern.

Die Urniere legt sich unmittelbar nach hinten von den Vornierenkanälchen an dem folgenden Abschnitt des Vornierenganges an. Der letztere dient daher von jetzt ab auch für das neu entstehende Drüsenorgan als Ausführweg und kann dementsprechend als Urnieren- oder WOLFFscher Gang oder primärer Harnleiter (FELIX) bezeichnet werden.

Fig. 469. Fig. 470.

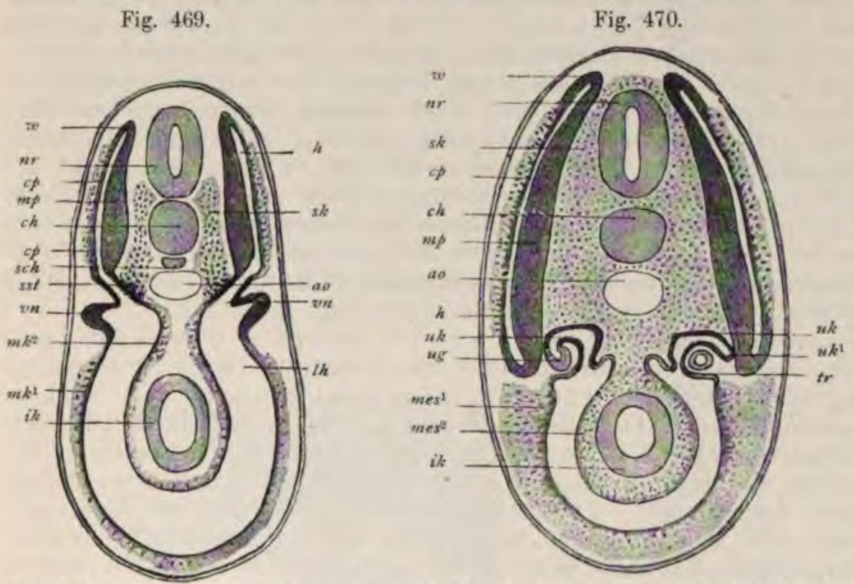


Fig. 469 und 470. **Schemata von Querschnitten durch jüngere und ältere Selachierembryonen zur Veranschaulichung der Entwicklung der hauptsächlichsten Produkte des mittleren Keimblattes.** Mit einigen Abänderungen nach WIJHE.

Fig. 469. **Querschnitt durch die Gegend der Vorniere von einem Embryo, bei welchem die Rückensegmente (*mp*) im Begriff stehen, sich abzuschnüren.**

Fig. 470. **Querschnitt durch einen etwas älteren Embryo, bei welchem sich die Rückensegmente eben abgeschnürt haben.** *nr* Nervenrohr; *ch* Chorda; *ao* Aorta; *sch* subchordaler Strang; *mp* Muskelplatte des Rückensegmentes; *w* Wachstumszone, an welcher die Muskelplatte in die Cutisplatte (*cp*) umbiegt; *cp* Cutisplatte; *sst* Verbindungsstück des Rückensegmentes mit der Leibeshöhle, aus welchem sich u. a. die Urnierenkanälchen (Fig. 470 *uk*) entwickeln; *sk* skelettogenes Gewebe, das durch Wucherung aus der medianen Wand des Segmentstiels *sst* entsteht; *vn* Vorniere; mk^1, mk^2 parietales und viszerales Mittelblatt, aus deren Wandungen sich Mesenchym entwickelt; *lh* Leibeshöhle; *ik* Darmdrüsenblatt; *h* Höhle des Rückensegmentes; *uk* Urnierenkanälchen, aus dem Segmentstiel *sst* des Schema Fig. 469 entstanden; uk^1 Stelle, von der sich das Urnierenkanälchen vom Rückensegment abgelöst hat; *ug* Urnierengang, mit dem sich rechterseits das Urnierenkanälchen verbunden hat; *tr* Verbindung des Urnierenkanälchens mit der Leibeshöhle (Nierentrichter); mes^1, mes^2 Mesenchym, das aus dem parietalen und viszeralen Mittelblatt entstanden ist.

Wenn es heißt, eine Drüse entwickelt sich am Urnierengang, wird man zunächst daran denken, daß aus seiner Wand seitliche Sprosse hervorwachsen und sich verzweigen, wie es bei der Anlage von Drüsen aus dem äußeren oder dem inneren Keimblatt geschieht. Nichts der-

artiges findet hier statt. Alle Beobachter stimmen jetzt darin überein, daß die Drüsenkanälchen der Urniere unabhängig vom Urnierengang auftreten. Ihr Mutterboden sind die Segmentstiele (Fig. 462 *sst*), wie schon in den einleitenden Bemerkungen hervorgehoben wurde.

Mit größter Deutlichkeit läßt sich die Entwicklung der Urniere bei den Selachiern erkennen. (SEDGWICK, WIJHE, RÜCKERT, RABL, FELIX u. a.) Längere Zeit bleiben hier die Rückensegmente mit der Seitenplatte durch deutlich abgegrenzte Segmentstiele (Nephrotome von RÜCKERT) verbunden; und da diese gewöhnlich hohl sind, kommunizieren durch sie die Leibeshöhle und die meist gut ausgebildeten Segmenthöhlen untereinander (Fig. 469). Den schon früher beschriebenen Vornierengang sieht man dicht an den Segmentstielen lateral von ihnen seinen Weg nehmen. Während nun das Rückensegment sich in die Muskelplatte (Myotom) und in das skelettogene Gewebe (Sclerotom) sondert (Fig. 469 *mp* u. *sk*), wandelt sich sein Segmentstiel zu einem Urnierenkanälchen um. Der Hergang ist ein sehr einfacher (Fig. 470). Sein ventrales Ende bleibt mit dem Epithel der Leibeshöhle verbunden, das dorsale dagegen trennt sich vom Rückensegment ab, legt sich dicht an den Vornieren- oder, wie wir ihn jetzt besser heißen, an den Urnierengang an, verschmilzt mit seiner Wand und öffnet sich in ihn. Auf dem Schema (Fig. 470) ist rechts die Ablösung des Verbindungsstieles von dem Rückensegment, links die Verschmelzung des abgelösten Endes mit dem Urnierengang (*ug*) dargestellt.

Sehr lehrreich ist der in Fig. 471 abgebildete Querschnitt durch die Urnierengegend eines jungen Torpedoembryos. Der in ganzer Länge getroffene Segmentstiel (*sst*) hat die Abschnürung von seinem Rückensegment noch nicht vollendet, hat sich aber bereits durch eine von seiner ventralen Wand ausgehende, kleine Ausstülpung, die FELIX als Anlage des Hauptkanälchens (*hk*) bezeichnet, dem Urnierengang (*ug*) dicht angeschmiegt. Es geht hieraus hervor, daß nicht die Ablösungsstelle vom Rückensegment, sondern eine dicht angrenzende, in Wucherung begriffene Strecke seiner Wand die Verbindung mit dem Urnierengang herbeiführt.

Bei den Selachiern ist die Urniere deutlicher, als es sich bei den übrigen Wirbeltieren nachweisen läßt, von vornherein ein streng segmental angelegtes Organ. Je ein Urnierenkanälchen entwickelt sich ja von je einem Rückensegment. Ein klares Bild hiervon gewinnt man aus einer Rekonstruktion, welche RABL nach Schnittserien ausgeführt und in seiner Monographie des Urogenitalsystems der Selachier abgebildet hat (Fig. 472). Die Drüse durchzieht die Leibeshöhle links und rechts vom Mesenterium fast ihrer ganzen Länge nach; weit vorn beginnt sie mit der rudimentär gewordenen Vornierenanlage, die sich in einen weiten Vornierentrichter (*vtr*) (Nephrostom) umgewandelt hat und nach hinten in den Urnierengang (*ug*) fortsetzt, der am Enddarm ausmündet. Der Gang nimmt in regelmäßigen Abständen die segmental angeordneten, zahlreichen Urnierenkanälchen auf, die anfangs kurz sind und in querer Richtung, später mehr schräg verlaufen und offene Verbindungen (*utr*) mit der Leibeshöhle (*lh*) herstellen.

Bald nach ihrer Anlage beginnen die einzelnen Urnierenkanälchen etwas in die Länge zu wachsen, sich dabei S-förmig aufzuwinden und in drei Abschnitte zu sondern (Fig. 473 A—C). Der mittlere Abschnitt weitet sich aus und wird als Urnierenbläschen bezeichnet (*ub*); er wandelt sich nach kurzer Zeit zu einer BOWMANschen Kapsel um, dadurch daß

von den in der Nähe der Urniere vorbeiziehenden, primitiven Aorten einzelne Querästchen herantreten und sich in ein Büschel von Kapillaren auflösen. Der Blutgefäßknäuel oder Glomerulus wächst nun in das Epithelbläschen hinein, indem er seine mediale Wand vor sich hertreibt und in das Innere einstülpt. Hierbei werden am eingestülpten Wandteil die Epithelzellen stark abgeplattet, während sie auf der entgegengesetzten Seite hoch und kubisch bleiben. Ein derartiges Gebilde, das aus einem Gefäßknäuel und der umhüllenden Bowmanschen Kapsel besteht, nennt man ein Malpighisches Körperchen, ein Organ, das für die Urniere und die bleibende Niere der Wirbeltiere überaus bezeichnend ist.

Die beiden engeren Abschnitte eines Urnierenkanälchens werden von Felix als Nephrostomalkanälchen und als Hauptkanälchen unterschieden. Das erstere stellt eine kurze Verbindung der Bowmanschen Kapsel mit der Leibeshöhle dar und bleibt bei vielen Selachiern auch beim ausgewachsenen Tiere erhalten (Fig. 473 B N); es beginnt am Bauchfell mit einer von Flimmerzellen umgebenen Öffnung, die von Semper entdeckt und als

Fig. 471.

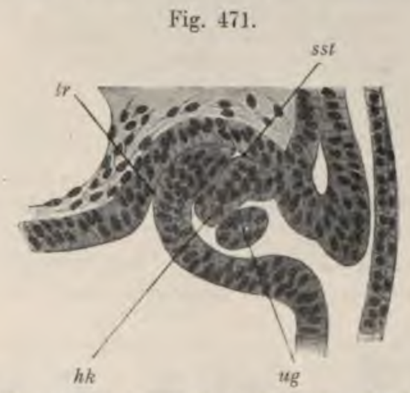


Fig. 471. **Querschnitt durch die Urnierenanlage eines Torpedoembryos mit sechs offenen Kiementaschen.** Nach Rückert aus Felix. Die Anlage des Hauptkanälchens (*hk*) tritt bei diesem Embryo zufällig vor Loslösung des Segmentstieles *sst* von seinem Rückensegment ein und stellt eine deutliche Ausstülpung der Somatopleura dar. *ug* Urnierengang; *tr* Trichter des Urnierenkanälchens.

Fig. 472.

Fig. 472. **Rekonstruktion der Urniere eines männlichen Pristiurus-Embryos von 17 mm Länge.** Nach Rabl aus Felix. Der Urnierengang ist der Klarheit der Figur zuliebe lateralwärts verlagert, in Wirklichkeit würde er gerade unter die Urnierenbläschen zu liegen kommen. *hk* Hauptkanälchen; *lh* Leibeshöhle; *utr* Urnierentrichter; *ub* Urnierenbläschen; *ug* Urnierengang; *vtr* Vornierentrichter.

Nierentrichter oder Nephrostom bezeichnet worden ist. Die Einrichtung erinnert an die ähnlichen Gebilde, welche die Exkretionsorgane der gegliederten Würmer besitzen. Bei manchen Selachiern gehen die Nierentrichter später zugrunde; die Urnierenkanälchen lösen

sich in diesem Fall von dem Epithel der Leibeshöhle ebenso wie von den Rückensegmenten vollständig ab und verlieren ihre Beziehung zur Leibeshöhle.

Das Hauptkanälchen ist auf dem ersten Stadium der Anlage eine sehr kurze, enge Stelle, welche die Verbindung zwischen Urnierenbläschen und Urnierengang vermittelt (Fig. 473 A *hk*). Es wächst aber bald stark in die Länge, bildet enge Windungen und sondert sich in zwei Abschnitte, die sich durch die Beschaffenheit ihres Epithels und in

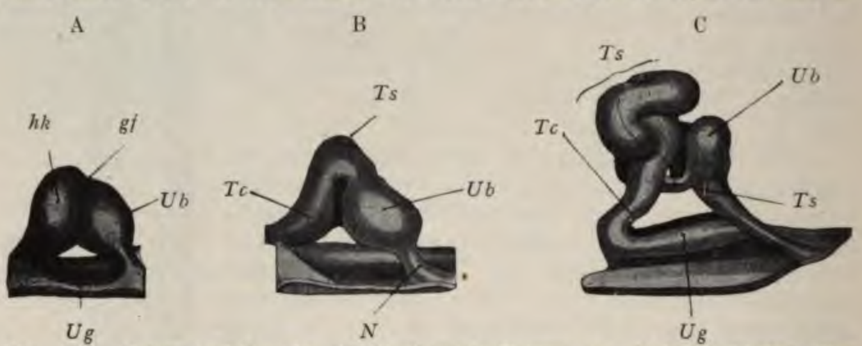


Fig. 473. **Rekonstruktion des 25. Urnierenkanälchens von drei verschieden alten männlichen Pristiurus-Embryonen** A, B, C. Nach Rabl aus Felix. A zeigt die Grenzfurche (*gf*) zwischen Urnierenbläschen (*Ub*) und Hauptkanälchen (*hk*). B zeigt die beginnende Scheidung des Hauptkanälchens in Tubulus secretorius (*Ts*) und Sammelröhrchen (*Tc*). C zeigt die Scheidung deutlicher. *Ug* Urnierengang; *Ub* Urnierenbläschen; *N* Nephrostom, Nephrostomalkanälchen.

funktioneller Hinsicht unterscheiden, in einen etwas weiteren drüsigen Abschnitt, der sich an die Bowmansche Kapsel anschließt (Tubulus secretorius, Fig. 473 B u. C, *Ts*), und in einen engeren, in den Urnierengang *Ug* führenden, ausleitenden Abschnitt, das Sammelröhrchen (den Tubulus collectivus, *Tc*).

Bei älteren Selachierembryonen bildet sich die Urniere zu einem voluminöseren und komplizierter gebauten Organ um. Es wachsen

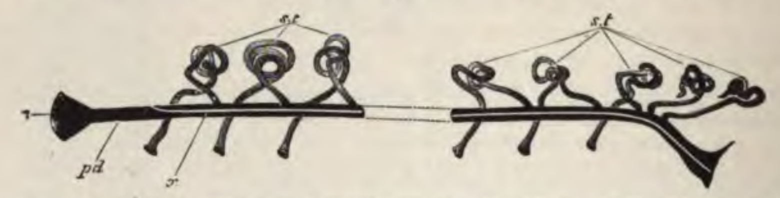


Fig. 474. **Schema des ursprünglichen Zustandes der Urniere beim Selachierembryo.** *pd* Urnierengang, der sich bei *o* in die Leibeshöhle und am anderen Ende in die Kloake öffnet; *x* Linie, längs welcher sich vom Urnierengang der am Schema nach unten gelegene Müllersche Gang abteilt; *st* Urnierenkanälchen, die einerseits in die Leibeshöhle, andererseits in den Urnierengang münden.

nämlich nicht nur die primären, in schräger Richtung zum Urnierengang verlaufenden Kanälchen noch weiter in die Länge und knäueln sich dabei in zahlreiche Windungen zusammen (Fig. 474 *s.t*), sondern es kommt außerdem auch noch zur Entstehung neuer Urnierenkanälchen 2. und 3. Ordnung. Auch diese bilden sich wieder ganz unabhängig vom Urnierengang dorsal von den zuerst entstandenen Querkanälchen; sie nähern sich mit ihrem blinden Ende dem primären Harnkanälchen

und vereinigen sich mit seinem Endabschnitt, welcher sich auf diese Weise zu einem Sammelrohr umwandelt. Gleichzeitig legt sich an einem jeden von ihnen auch ein MALPIGHIsches Körperchen an.

Über die Anlage der sekundären und tertiären Urnierenkanälchen scheinen mir, zumal für die höheren Wirbeltiere, noch eingehendere Untersuchungen wünschenswert zu sein. Bei den Selachiern ist nach den auch von anderer Seite bestätigten Angaben von BALFOUR das Epithel der bereits bestehenden MALPIGHIschen Knäuel der Ausgangspunkt einer Wucherung. Zellsprossen wachsen aus ihnen hervor und den vor ihnen gelegenen Harnkanälchen entgegen, mit denen sie an ihrem blinden Ende verschmelzen. Nachdem diese Verbindung erfolgt ist, lösen sie sich mit ihrem anderen Ende von ihrem Mutterboden ab.

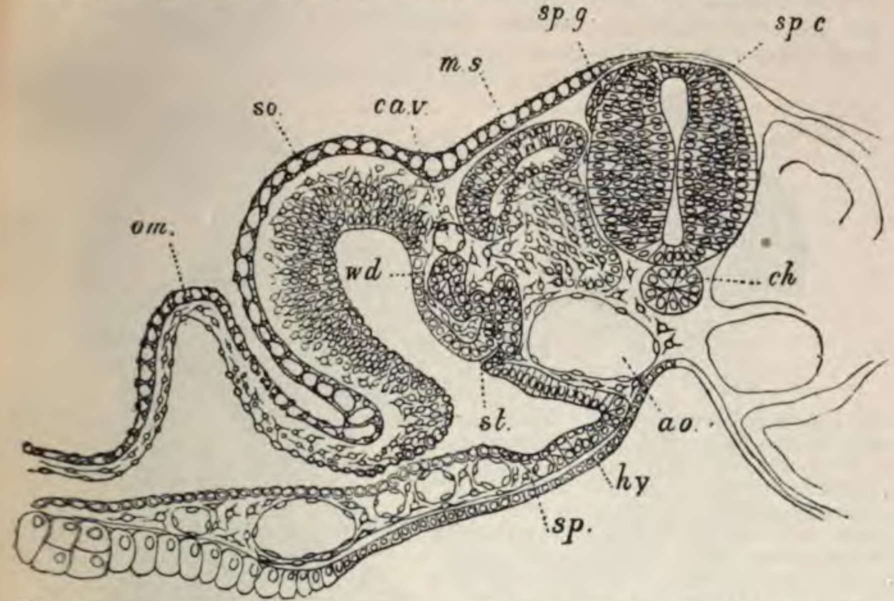


Fig. 475. **Querschnitt durch den Rumpf eines Entenembryos mit ungefähr 24 Rückensegmenten.** Nach BALFOUR. Man sieht die vier ursprünglichen Keimblätter und die aus ihnen entstandenen Organe durch geringe Mengen embryonaler sternförmige, Zellen enthaltender Bindesubstanz, in welcher zugleich die Gefäßanlagen eingeschlossen sind, voneinander getrennt. *om* Amnionfalte; *so* Hautfaserblatt; *sp* Darmfaserblatt; *wd* WOLFFscher Gang; *sb* Urnierenkanälchen; *cav* Cardinalvene; *m.s* Muskelplatte; *sp.g* Spinalganglion; *sp.c* Rückenmark; *ch* Chorda; *ao* Aorta; *hy* inneres Keimblatt.

Weniger klare Bilder als bei den Selachiern liefert die Entwicklung der Urniere bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren. Gewöhnlich sind die Verbindungsstiele zwischen Rückensegmenten und Seitenplatten solide Zellstränge (Urnierenstränge); sie sind nur im vorderen Bereiche des Rumpfes deutlicher voneinander gesondert und durch schärfere Konturen gegen das umgebende Gewebe abgesetzt. Erst wenn sie sich von den Rumpfsegmenten abgetrennt und anstatt dessen mit dem Urnierengange verbunden haben, erhalten sie eine kleine Höhle im Innern und bieten dann im Querschnitt Befunde dar, welche wie die Fig. 475 von einem Entenembryo der von den Selachiern gegebenen Darstellung entsprechen. Die Verbindung der queren Urnierenkanälchen mit dem Epithel der Leibeshöhle durch ein Nephrostom (Fig. 475 *st*)

ist bei den Amnioten nur eine kurz vorübergehende; — bei den geschwänzten Amphibien bleiben einzelne Nephrostome wie bei den Selachiern dauernd erhalten; — meist erfolgt die Ablösung der Segmentstiele sehr früh sowohl vom Rückensegment als auch von der Seitenplatte, von letzterer bei Ichthyophis, Lacerta usw. sogar früher als von ersterem, abweichend von dem gewöhnlichen, oben dargestellten Verlaufe (SEMON, STRAHL). Wenn die Abtrennung an beiden Enden erfolgt ist, bilden die Segmentstiele kleine, geschlossene Zellenkugeln (Fig. 476 *Sb*), die der medialen Seite des Urnierenganges (*Ug*) dicht anliegen, sich aber noch längere Zeit von ihm getrennt erhalten können. Bei vielen Reptilien, in geringerem Grad auch bei einigen Säugetieren, erhalten sie eine geräumige Höhle und werden dann als Segmental- oder Urnierenbläschen bezeichnet (Fig. 476 *Sb*).

Fig. 476.

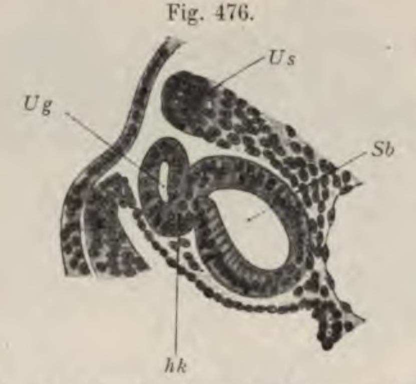


Fig. 477.

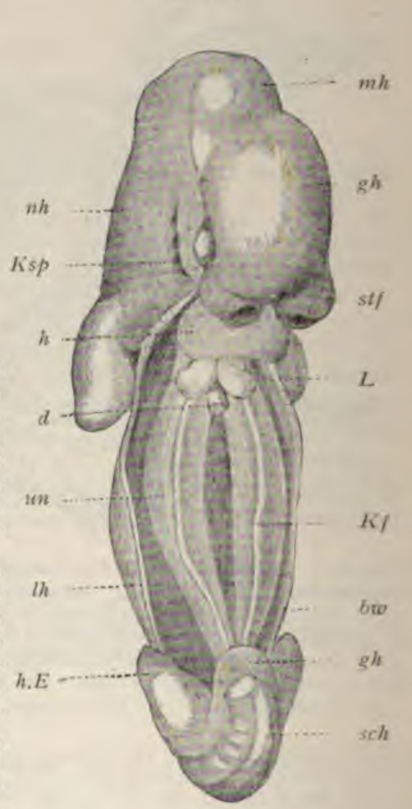


Fig. 476. **Querschnitt durch die Urnierengegend eines 3,5 mm langen Eidechsenembryos.** Nach v. MIHALKOVICS. Der Schnitt geht durch ein Segmentalbläschen (*Sb*), welches durch einen soliden Zellstrang, der Anlage des Hauptkanälchens, mit dem Urnierengang in Verbindung zu treten beginnt. *hk* Anlage des Hauptkanälchens; *Ug* Urnierengang; *Us* ventrale Kante des Rückensegmentes.

Fig. 477. **Totalansicht der Urniere eines menschlichen Embryos.** Die Leibeshöhle ist eröffnet; der Darm und seine Drüsen sind entfernt, man sieht von vorn auf die beiden Urnierenfalten, welche sich von der Lungenanlage bis in das kleine Becken erstrecken. Aus KOLLMANN. *mh* Mittelhirn; *gh* Großhirn; *nh* Nachhirn; *stf* Stirnfortsatz; *Ksp* Kiemenspalte; *h* Herz; *L* Lunge; *d* Darm ist abgeschnitten; *un* Urniere; *Kf* Keimfalte; *lh* Leibeshöhle; *bw* Bauchwand; *gh* Genitalhöcker; *h.E* hintere Extremität; *sch* Schwanzende.

Je weiter nach hinten vom Rumpfe, um so mehr verlieren die Segmentstiele ihre Abgrenzung gegeneinander und sind schließlich so dicht zusammengedrängt, daß sie wie eine einzige zusammenhängende, zwischen Rückensegmente und Seitenplatte hineingeschobene, kleinzellige Masse erscheinen, die in der Literatur verschiedene Namen erhalten hat, Mittelplatte, intermediäre Zellmasse, Urnierenblastem. Neuerdings wird sie von FELIX als „nephrogener Gewebsstrang" bezeichnet, welchen Namen wir auch im folgenden beibehalten wollen.

Aus ihm differenzieren sich auf späteren Stadien die verschiedenen Generationen von Urnierenkanälchen (1.—3. Ordnung) heraus, entweder in der Form von Strängen oder von Segmentalbläschen wie bei den Reptilien.

Wenn für die Amnioten oft angegeben wird, daß sich bei ihnen die Urnierenkanälchen aus einem „Blastem“ oder aus dem nephrogenen Gewebsstrange „herausdifferenzieren“, so ist im Auge zu behalten, daß es sich hierbei nicht um eine Neubildung aus einem ungesonderten Zellenmaterial handelt; vielmehr ist das Herausdifferenzieren aus einem Blastem hier wie in den meisten Fällen aufzufassen als ein Deutlichwerden bereits angelegter Verhältnisse in einer Zellenmasse, welche nur für unsere Unterscheidungsmittel ungesondert erscheint. Die deutlicher gewordenen Kanälchen oder Segmentalbläschen sind ursprünglich vom Urnierengange getrennt und vereinigen sich mit ihm erst sekundär durch Verschmelzung, woran sich die oben angegebene Sonderung in die einzelnen Abschnitte anschließt.

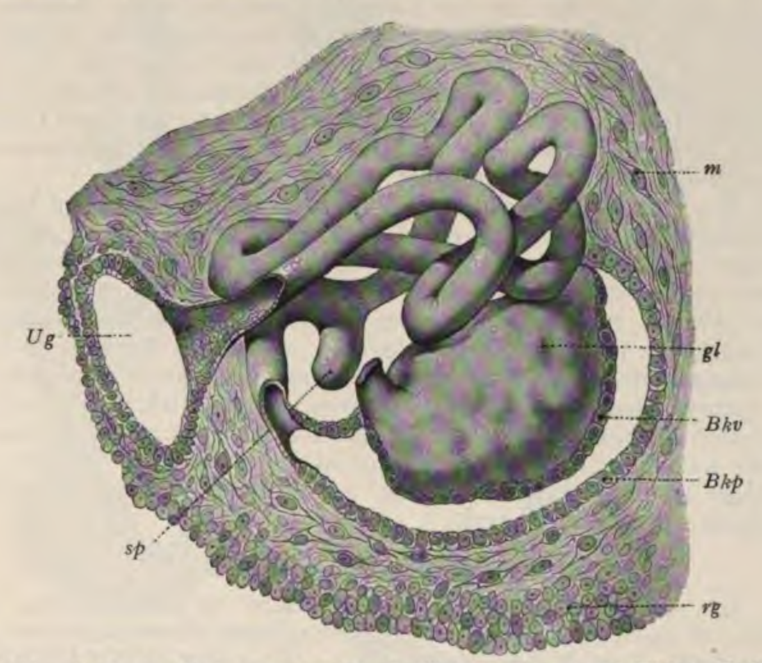


Fig. 478. **Rekonstruktion eines Urnierenkanälchens eines menschlichen Embryos von 10,2 mm Länge.** Nach KOLLMANN. *m* Mesenchym; *gl* Glomerulus; *Bkv*, *Bkp* viszerales und parietales Blatt der BOWMANschen Kapsel; *Ug* Urnierengang; *rg* Regio germinativa; *sp* Sproß eines Urnierenkanälchens.

Durch die Entwicklung von zusammengesetzten Harnkanälchen, deren einzelne Zweige mit je einem MALPIGHIschen Körperchen versehen sind, gewinnt die Urniere eine kompliziertere Struktur. Die Struktur ist aber keine gleichmäßige in allen Abschnitten; gewöhnlich findet sich bei den meisten Wirbeltieren das Verhältnis durchgeführt, daß der vorderste Teil, der später zu den Geschlechtsdrüsen in Beziehung tritt, einfache Kanälchen behält, und daß nur der hintere Teil durch Bildung sekundärer und tertiärer Anlagen in eine zusammengesetztere Form übergeht.

Je mehr die Urniere mit der Schlängelung ihrer Kanälchen und ihrer weiteren Differenzierung an Volumen zunimmt, um so mehr grenzt sie sich von ihrer Umgebung ab und tritt an der hinteren Rumpfwand als deutlich gesondertes Organ in die Leibeshöhle hervor; sie bildet zu beiden Seiten des Darmgekröses, wie Fig. 477 von einem menschlichen Embryo lehrt, ein vorspringendes Band, das weit vorn hinter dem Herzen beginnt und bis in die Gegend der hinteren Gliedmaßen herabreicht.

Auch bei menschlichen Embryonen hat NAGEL zwei deutlich gesonderte Abschnitte an einem Harnkanälchen unterschieden: 1. einen weiteren Abschnitt, der mit der BOWMANschen Kapsel beginnt und mit protoplasmareichen Epithelzellen ausgekleidet ist, und 2. einen engeren Abschnitt mit kleinen, kubischen Elementen. Letzterer ist das Sammelrohr, das sich mit anderen Sammelröhren vor der Einmündung in den Urnierengang verbindet; dem erstgenannten Abschnitte dagegen kommt wohl allein eine sekretorische Funktion zu, wie er denn auch zur Zeit der höchsten Entwicklung des WOLFFschen Körpers am besten ausgebildet ist. Die MALPIGHIschen Knäuel erreichen an der Urniere des Menschen und vieler Säugetiere eine auffallende Größe (NAGEL). Eine gute Vorstellung hiervon gibt die Rekonstruktion eines Urnierenkanälchens, welche KOLLMANN von einem 10,2 mm langen menschlichen Embryo ausgeführt und in seinem Lehrbuche der Entwicklungsgeschichte abgebildet hat (Fig. 478).

Das fernere Schicksal der Urniere ist in den einzelnen Wirbeltierklassen ein sehr verschiedenes. Bei den Anamnia, d. h. bei den Fischen und Amphibien, wird die Urniere zum bleibenden Harnorgan, durch welches die Exkrete des Körpers entleert werden; außerdem aber gewinnt sie auch noch Beziehungen zum Geschlechtsapparat, auf welche ich erst später näher eingehen werde. Bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren dagegen fungiert die Urniere nur kurze Zeit während des embryonalen Lebens; bald nach ihrer Anlage erfährt sie schon tief eingreifende Rückbildungen und bleibt schließlich nur teilweise erhalten, soweit sie in den Dienst des Geschlechtsapparates tritt und, wie wir ebenfalls erst später sehen werden, zur Ausführung der Geschlechtsprodukte mitverwendet wird.

c) Die Nachniere (Metanephros).

Die Ausscheidung des Harnes übernimmt bei den Amnioten eine dritte, am hinteren Endstück des Urnierenganges sich zuletzt anlegende Drüse: die Nachniere, Metanephros. Über ihre Bildungsgeschichte sind seit der grundlegenden Abhandlung von KUPFFER zahlreiche Arbeiten erschienen, unter denen besonders diejenigen von BRAUN, RIEDEL und SEDGWICK, von EMERY, RIEDE, WIEDERSHEIM, SCHREINER, STOERK, FELIX und PETER hervorzuheben sind.

Alle Forscher stimmen darin überein, daß sich zuerst in der von KUPFFER entdeckten Weise am Ende des Urnierenganges, aus seiner dorsalen Wandung eine kleine Ausstülpung bildet, die knospenförmige Anlage des Harnleiters oder Ureters. Sie läßt sich beim Hühnerembryo schon am Anfang des 3. Tages der Bebrütung (SEDGWICK), beim Menschen im Laufe der 4. Woche nachweisen; sie wächst als enges Rohr zuerst rein dorsal nach der Wirbelsäule zu (Fig. 479) und sondert sich hierauf in einen engeren Stiel, den eigentlichen Ureter (*ur*) und in einen blasenartig erweiterten Endabschnitt, der zum Nierenbecken wird (*nb*)

An der Wirbelsäule angelangt, verändern beide Abschnitte ihre Wachstumsrichtung und dringen nach vorn weiter vor, wobei sich der Ureter stark verlängert (Fig. 480 *ur*). Das Nierenbecken nimmt an Ausdehnung ebenfalls zu und breitet sich zu einem nach vorn und einem nach hinten gerichteten Arm (*sr*) aus. Zu dieser Zeit bahnt sich auch eine Trennung des Ureters (*ur*) vom Urnierengange (*ug*) an (Fig. 480). Das Endstück des letzteren, welches in die Kloakenwand einmündet und den Ureter aufnimmt, weitet sich stärker aus, so daß es fast wie eine Ausbuchtung der Kloake erscheint und aus diesem Grunde auch die Bezeichnung Kloakenhorn erhalten hat. „Durch fortschreitende Erweiterung werden die Klo-

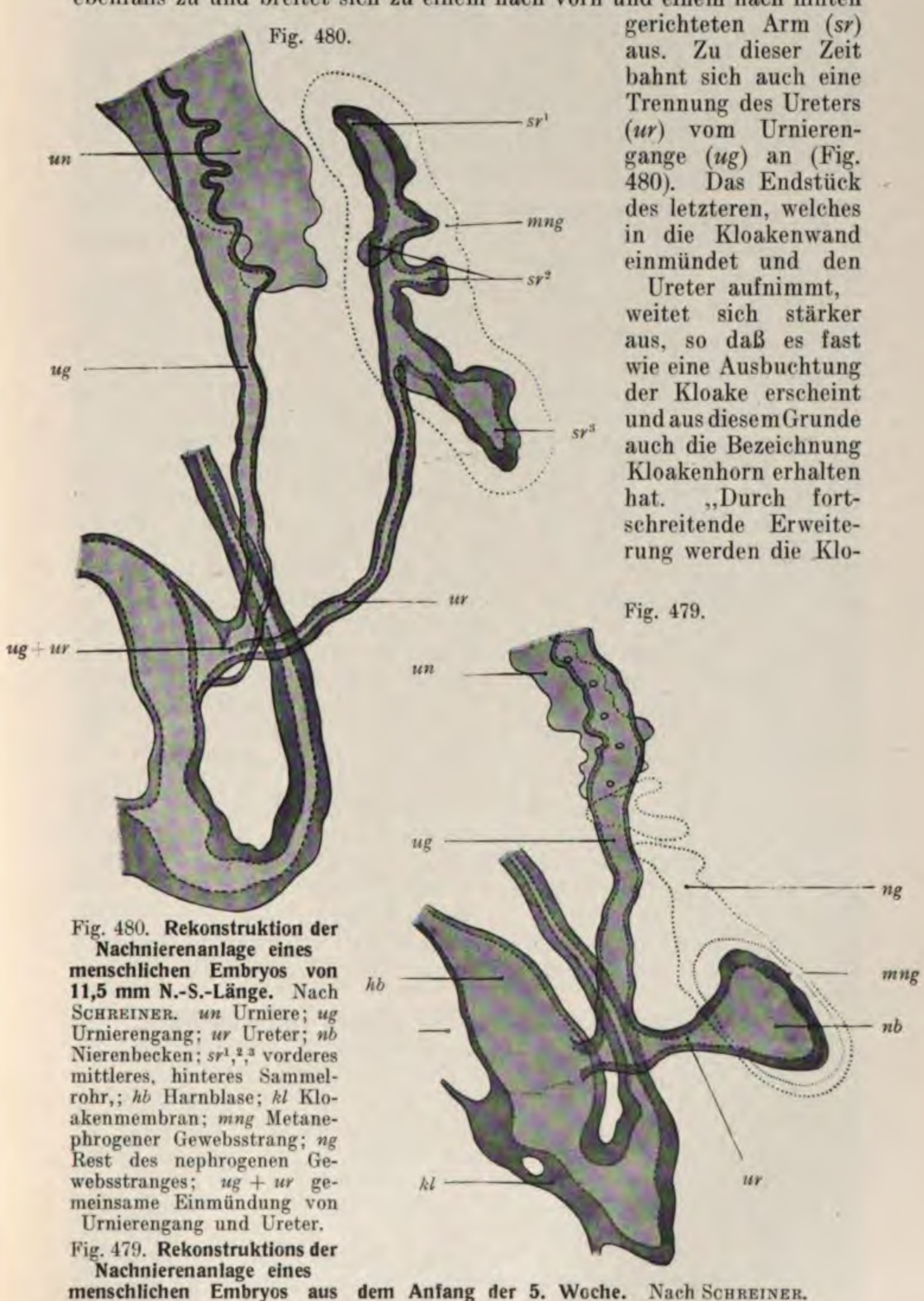


Fig. 480. **Rekonstruktion der Nachnierenanlage eines menschlichen Embryos von 11,5 mm N.-S.-Länge.** Nach SCHREINER. *un* Urniere; *ug* Urnierengang; *ur* Ureter; *nb* Nierenbecken; $sr^{1,2,3}$ vorderes mittleres, hinteres Sammelrohr,; *hb* Harnblase; *kl* Kloakenmembran; *mng* Metanephrogener Gewebsstrang; *ng* Rest des nephrogenen Gewebsstranges; *ug* + *ur* gemeinsame Einmündung von Urnierengang und Ureter.

Fig. 479. **Rekonstruktions der Nachnierenanlage eines menschlichen Embryos aus dem Anfang der 5. Woche.** Nach SCHREINER.

akenhörner mehr und mehr in die Kloakenwand aufgenommen, bis schließlich Urnierengang und Ureter, jeder für sich, mit eigener Öffnung in die Kloake resp. den Sinus urogenitalis einmünden" (FELIX).

Über den weiteren Verlauf der Nierenentwicklung stehen sich zwei Ansichten gegenüber. Nach der älteren Ansicht, die neuerdings wieder in GOLGI und SEDGWICK MINOT (s. dessen Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, S. 526) ihre Verteidiger gefunden hat, bildet sich aus dem Harnleiter das ganze Kanalsystem der Niere nach Art des gewöhnlichen Drüsenwachstums. Es sprossen also aus dem Nierenbecken die Sammelröhren, die HENLEschen Schleifen, die gewundenen Harnkanälchen usw. hervor. „Die Tatsachen sind so klar", bemerkt hierzu SEDGWICK MINOT, „daß es heutzutage unverständlich ist, wie man an der Anschauung festhalten konnte, daß die Tubuli contorti aus dem Blastem hervorgehen und nicht durch Verzweigungen der Sammelröhren entstehen."

Nach der zweiten Ansicht dagegen, die namentlich von SEMPER, BRAUN, FÜRBRINGER, KUPFFER, SEDGWICK und BALFOUR aufgestellt worden ist, entwickelt sich die bleibende Niere aus zwei getrennten Anlagen, die erst sekundär in Beziehung zueinander treten: die Marksubstanz mit ihren Sammelröhren aus dem Harnleiter, die Rindensubstanz dagegen mit dem gewundenen Kanälchen und den HENLEschen Schleifen aus einer besonderen Anlage. Nach dieser Ansicht würde demnach eine Übereinstimmung stattfinden zwischen der Entwicklung der Nachniere und der Urniere, insofern bei dieser der Urnierengang und die Urnierenkanälchen ja auch getrennt entstehen, um erst später sekundär durch Verwachsung zueinander in Beziehung zu treten. Die hier angedeutete Übereinstimmung ist ein nicht unwichtiger Grund, der zweiten vor der ersten Ansicht den Vorzug zu geben, wie ich es schon in allen früheren Auflagen des Lehrbuches getan habe. Jetzt läßt sich aber wohl auch die Behauptung rechtfertigen, daß die objektive Untersuchung endgültig zu ihren Gunsten entschieden hat (EMERY, RIEDE, HOFFMANN, WIEDERSHEIM, SCHREINER, STOERK). In diesem Sinne hat sich auch FELIX in seiner zusammenfassenden Bearbeitung der Entwicklung des Urogenitalsystems ausgesprochen.

Die Nachniere der Amnioten hat also einen doppelten Ursprung und schließt sich hierin an die Entwicklung der Urniere auf das innigste an. Auf der einen Seite entwickelt sich das System der ausführenden, geraden Harnkanälchen aus dem zum Nierenbecken erweiterten Ureter, auf der anderen Seite entstehen getrennt hiervon die sezernierenden oder gewundenen Harnkanälchen aus einem eigenen Blastem, welches dem Blastem der Urnierenkanälchen gleichwertig ist.

A. **Entwicklung der ausführenden geraden Harnkanälchen.** Aus dem Nierenbecken stülpen sich Sammelröhren 1. Ordnung aus, die von FELIX nach ihrer Lage als kraniale, zentrale und kaudale unterschieden werden (Fig. 480 sr^{1-3}). Sie weiten sich an ihrem Ende zu einem Bläschen aus. Dieses teilt sich hierauf dadurch, daß seine der Peripherie der Niere zugekehrte Wand einsinkt, in zwei Teile, die zu der zweiten Generation von Sammelröhren auswachsen. Indem diese wieder an ihren Enden sich bläschenartig erweitern und teilen, entstehen neue Generationen von Sammelröhren und so fort in gleicher Weise, bis schließlich die letzten oder terminalen Sammelröhren (HAMBURGER) bildet sind, die sich nicht weiter teilen. Die Neubildung von Sammel-

röhren erlischt beim Menschen schon im 5. embryonalen Monat. Bis dahin werden etwa 11—12 mal Teilungen stattgefunden haben.

Um das definitive Verhältnis der Sammelröhren zum Nierenbecken zu verstehen, ist noch ein wichtiger, eigentümlicher Vorgang zu beachten. Bekanntlich münden in das Nierenbecken beim Erwachsenen durch Vermittlung der Nierenkelche mehr als 100 Sammelröhren ein, auf jeder Nierenpapille einer ungeteilten Pyramide 20—30 Ductus papillares. Wie ist dieser Endzustand mit der dichotomen Verzweigung der in kleiner Anzahl gebildeten Sammelröhren 1. Ordnung zu vereinigen? Er erklärt sich aus einer allmählich stattfindenden Reduktion der zentral gelegenen Sammelröhren.

„Die zur Reduktion bestimmten Sammelröhren," bemerkt FELIX, „werden zunächst zum Maximum erweitert und dann allmählich in das primitive Nierenbecken einbezogen; das definitive Nierenbecken entspricht also dem primitiven Plus der einbezogenen Sammelröhren." Die Reduktion setzt sich unterhalb der Teilung der Sammelröhren 2. Ordnung in die 3. Ordnung fort; hier beginnt die Calyxbildung mit einer auffallenden Erweiterung. Die periphere Grenze, bis zu welcher die Reduktion fortschreitet, glaubt FELIX auf die Sammelröhren 4. oder 5. Ordnung verlegen zu müssen.

B. **Die Entwicklung der sekretorischen Harnkanälchen** erfolgt getrennt von den Sammelröhren und gleicht der Anlage der queren Urnierenkanälchen. Wie schon früher dargestellt wurde, entstehen diese im hinteren Bereiche der Urniere der Amnioten durch Differenzierung aus einem einheitlichen Blastem, das auf die Vereinigung rückwärts gelegener Segmentstiele zurückgeführt und als nephrogener Gewebsstrang bezeichnet wurde. Derselbe wird nun für die Bildung der Urniere bei den Amnioten nicht ganz aufgebraucht, setzt sich vielmehr kaudalwärts noch eine Strecke weit fort und hat hier den Namen des „metanephrogenen Gewebes" von FELIX erhalten. Dieses löst sich später von dem zur Urniere umgewandelten Abschnitt ab, nachdem es mit dem Ureter, und zwar mit seinem zum Nierenbecken erweiterten Ende in Verbindung getreten ist (Fig. 479 u. 480 *mng*). Wenn hierauf aus dem Nierenbecken die Sammelröhren radienartig hervorwachsen, dringen sie in das nephrogene Gewebe hinein und zerlegen es in einzelne Stücke, die sich ihren einzelnen ampullenartig erweiterten Enden als Kappen auflagern und mit ihnen die Veränderungen durchmachen, welche zur Entstehung der verschiedenen Generationen von Sammelröhren führen. Wie die Ampulle sich teilt in der früher beschriebenen Weise, um einer neuen Ordnung Sammelröhren den Ursprung zu geben, so wird auch die Kappe in zwei neue zerlegt usw., so daß alle zur Ampulle erweiterten Enden auch der zuletzt gebildeten Generation von Sammelröhren ihren Überzug erhalten (Fig. 481 *Sr* u. *mk*).

Zu gewissen Zeiten differenzieren sich aus der metanephrogenen Kappe der Ampullen die einzelnen gewundenen Harnkanälchen in ähnlicher Weise, wie die Urnierenkanälchen aus dem Urnierenblastem. Zuerst treten allseitig abgegrenzte, solide Zellkugeln auf; sie werden bei menschlichen Embryonen von 2 cm Länge beobachtet; weiterhin gewinnen sie eine Höhlung und wandeln sich so in die Nachnierenbläschen um, die sich den Segmentalbläschen der Urniere vergleichen lassen und sich in ähnlicher Weise weiterdifferenzieren (Fig. 481) An der dem Sammelrohr (*Sr*) zugewandten Seite stülpt sich die Wand zur Anlage des Hauptkanälchens (*hk*) aus, verwächst mit dem Sammel-

rohr und öffnet sich nach einiger Zeit in dasselbe. Die entgegengesetzte Wand des Nachnierenbläschens aber wird eingebuchtet und zur BOWMANschen Kapsel (*Bk*). Die ganze Anlage stellt so ein römisches **S** (Fig. 482) dar, an dem man mit FELIX einen oberen Bogen (*oB*), ein Mittelstück (*m*) und einen unteren Bogen (*uB*) unterscheiden kann.



Fig. 481. **Schnitt durch die Niere eines menschlichen Fötus des 7. Monats.** Nach SCHREINER aus FELIX. In dem Schnitt sind drei Sammelröhren (*Sr*) mit ihren metanephrogenen Kappen (*mk*) und zwischen ihnen drei Harnkanälchen (*a*, *b*, *c*) auf verschiedener Entwicklungshöhe zu sehen. Kanälchen *a* beginnt sich zu strecken; *b* hat die Anlage des Hauptkanälchens (*hk*) ausgestülpt; *c* hat sich **S**-förmig gekrümmt, der untere Bogen des *s* wandelt sich in die BOWMANsche Kapsel (*Bk*) um.

Die beiden letzten Abschnitte hat man einem tief ausgehöhlten, doppelblättrigen Löffel (unterer Bogen) mit hohlem Stiel (Mittelstück) verglichen. Allmählich sondert sich dann das **S**-förmige Harnkanälchen in die definitiven Abschnitte: 1. in die BOWMANsche Kapsel mit dem Glomerulus, 2. in den Tubulus contortus (Pars contorta tubuli uriniferi nach der Namengebung von PETER), 3. in die HENLEsche Schleife, mit ihrem proximalen und distalen Schenkel (PETER), 4. in das Schaltstück und 5. in das Verbindungsstück.

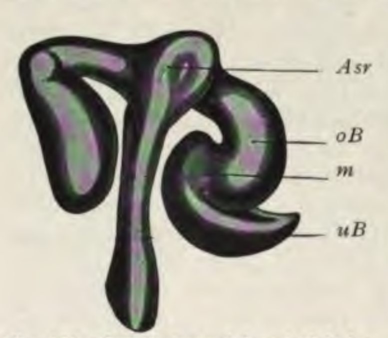


Fig. 482. **Modell eines sich entwickelnden Harnkanälchens der menschlichen Niere.** Nach STOERK aus FELIX. Das Harnkanälchen ist **S**-förmig. *Asr* Ampulle des Sammelrohres; *oB* oberer Bogen; *uB* unterer Bogen (BOWMANsche Kapsel); *m* Mittelstück.

Die ersten MALPIGHIschen Körperchen werden bei 3 cm langen menschlichen Embryonen sichtbar; ihre Zahl vermehrt sich während der ganzen fötalen Periode und wird erst bald nach der Geburt abgeschlossen. Der Glomerulus entsteht, indem das Mesenchym und die in ihm eingebetteten Blutgefäße, welche die Konkavität des einem doppeltblättrigen Löffel verglichenen, unteren Bogens ausfüllen, von den Rändern desselben mehr und mehr umwachsen und bis auf einen engen Verbindungsstiel von der Umgebung abgetrennt werden. Hierbei wird das Mittelstück der **S**-förmigen Anlage in die Bildung der BOWMANschen Kapsel miteingezogen. Es werden daher alle übrigen Abschnitte des bleibenden Harnkanälchens allein vom oberen Bogen geliefert, welcher stark in die Länge wächst und dabei wieder die Form eines **S** vorübergehend annimmt.

Über die allmähliche Sonderung in die einzelnen Abschnitte geben die Abbildungen (Fig. 483 A u. B) von zwei Modellen, welche STOERK nach der Rekonstruktionsmethode angefertigt hat, nähere Auskunft. Sie lehren, ebenso wie das von PETER entworfene Schema vom Verlauf der Harnkanälchen der Säugetierniere, daß der Tubulus contortus eine peripher gerichtete Schlinge beschreibt. Das MALPIGHIsche Körperchen liegt daher embryonal stets zentral von der Schlinge und demgemäß wird es auch in der fertigen Niere zentral vom Konvolut angetroffen, wie PETER die Gesamtmasse der Windungen nennt, welche

Fig. 483 A.

Fig. 483 B.

Fig. 483 A. **Modell eines späteren Stadiums des sich bildenden Harnkanälchens der menschlichen Niere.** Nach STOERK aus FELIX. *Bk* BOWMANsche Kapsel; *m* Mittelstück aufgeknäuelt; *ob* oberer Bogen (Verbindungsstück).

Fig. 483 B. **Modell eines noch späteren Stadiums der Harnkanälchen.** Nach STOERK aus FELIX. Das linke Harnkanälchen entwickelt eben aus seinem aufgeknäuelten Mittelstück die HENLEsche Schleife *Hsch*. Diese ist beim rechten Harnkanälchen stärker markwärts ausgewachsen. *Sr* Sammelrohr; *Bk* BOWMANsche Kapsel; *Tc* Tubulus contortus; *Hsch* HENLEsche Schleife; *ab* und *auf* ab- und aufsteigender Schleifenschenkel; *vst* Verbindungsstück; *sch* Schaltstück.

durch weitere Aufknäuelung der primitiven Schlinge gebildet werden (Fig. 484). Die HENLEschen Schleifen werden als Ganzes schon im 3. Monat erkennbar, indem sie aus einer kleinen Strecke „des oberen Bogens" markwärts herauswuchern (Fig. 483 B *Hsch*). Die Sonderung in die beiden Schleifenschenkel kommt bei menschlichen Embryonen im 4. Monat zustande (Fig. 483 B, *ab*, *auf*).

Auf Grund seiner durch Rekonstruktion gewonnenen Modelle von der Entwicklung der Harnkanälchen in der embryonalen Niere hat

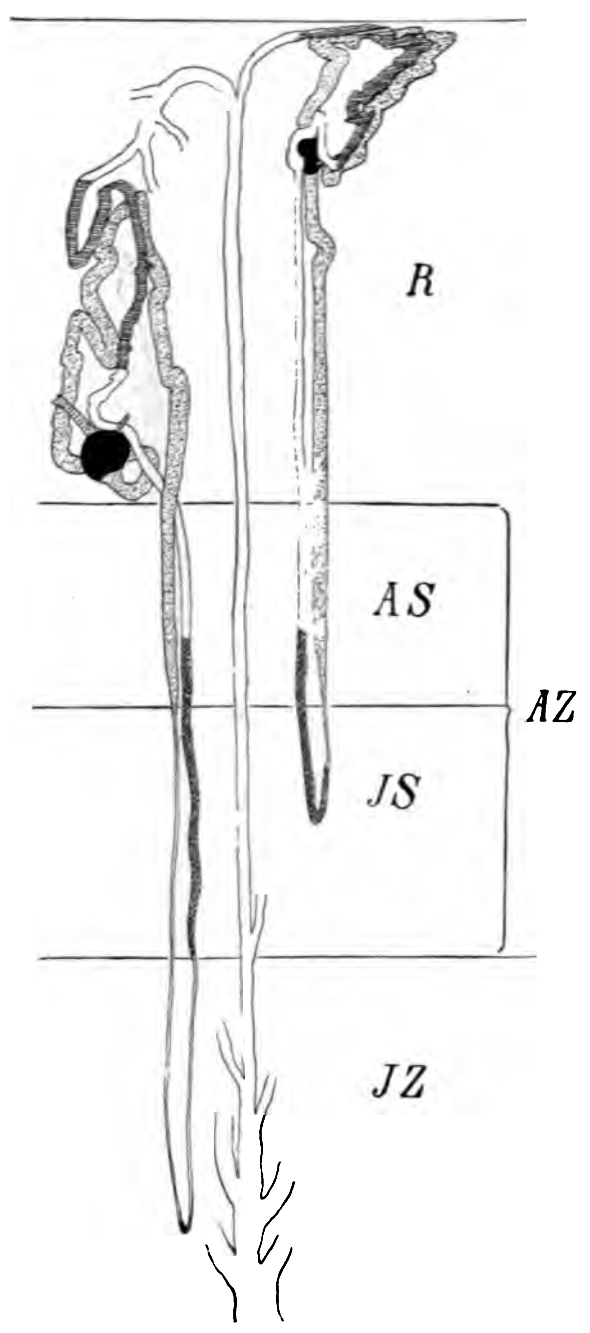


Fig. 484. **Schema des Verlaufes der Harnkanälchen der Säuger.** *AS* Außenstreifen; *AZ* Außenzone; *IS* Innenstreifen; *IZ* Innenzone; *R* Rinde. Schwarz: Malpighisches Körperchen. Punktiert: Hauptstück (Tubulus contortus). Gestrichelt: eigentliches Schaltstück. Mit Kreuzlinien ausgefüllt: dicker, trüber Teil der Henleschen 'e. Hell: heller, dünner Teil; heller, dicker Teil der ife; Zwischenstück, Sammelrohr. Nach Peter.

Stoerk geglaubt, eine wichtige Änderung an dem bisher gebräuchlichen Schema von den Abschnitten der Harnkanälchen vornehmen zu müssen. Nach seiner Darstellung ist der absteigende oder proximale Teil der Henleschen Schleife (Fig. 483 B, *ab*) der dicke Schenkel und mit einem Epithel versehen, das demjenigen des Tubulus contortus mehr gleicht, während der aufsteigende Schenkel (*auf*) der dünnere ist und wie das Schaltstück (*sch*), in das er übergeht, ein niedriges Epithel besitzt. Peter hat das Ergebnis von Stoerk nicht bestätigen können und hat von der Henleschen Schleife der fertigen Niere ein Schema entworfen, welches sich an die alte Darstellung in ihren wesentlichen Zügen besser anschließt. Peter bezeichnet es als eine konstante Regel, daß der distale oder aufsteigende Schleifenschenkel stets in den Nieren der von ihm untersuchten Säugetiere nach dem ihm zugehörigen Malpighischen Körperchen hinläuft (Fig. 484) und sich an dasselbe dicht anlegt, und zwar an das Vas efferens. Er biegt sich dabei um

die BOWMANsche Kapsel herum und geht alsdann in das sogenannte Schaltstück über.

Ein tiefer eindringendes embryologisches Studium wird in Zukunft noch manches Detail in dem Verlauf der Harnkanälchen, in ihrer regelmäßigen Anordnung usw. aufklären, sie wird, wie PETER hervorhebt, „uns im Verein mit der Physiologie den so unendlich verwickelten Bau dieser Drüse verstehen lehren."

Die voluminöser gewordene Niere, welche bald die Urniere an Größe überflügelt hat, ist anfangs aus einzelnen, durch tiefe Furchen getrennten Lappen zusammengesetzt (Fig. 485). Die Lappung bleibt bei den Reptilien, Vögeln und einzelnen Säugetieren (Cetaceen) dauernd erhalten. Bei den meisten Säugetieren jedoch verschwindet sie, ebenso wie beim Menschen (bei dem Menschen nach der Geburt). Die Oberfläche der Niere gewinnt eine vollständig glatte Beschaffenheit; nur noch die innere Struktur (MALPIGHIsche Pyramiden) weist auf die Zusammensetzung aus einzelnen, ursprünglich auch äußerlich gesonderten Abschnitten hin.

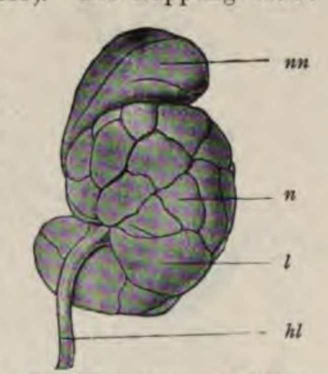


Fig. 485. **Niere und Nebenniere eines menschlichen Embryos am Ende der Schwangerschaft.** *nn* Nebenniere; *n* Niere; *l* Lappen der Niere; *hl* Harnleiter.

Der Übersichtlichkeit halber wurde die Entwicklung der drei Abschnitte: der Vorniere, Urniere und bleibenden Niere, bisher im Zusammenhang besprochen. Dabei wurden andere Vorgänge einstweilen außer acht gelassen, welche sich gleichzeitig in der Umgebung der Urnierenanlage abspielen. Sie betreffen die Ausbildung des MÜLLERschen Ganges, der Geschlechtsorgane und der Nebenniere.

d) Der MÜLLERsche Gang.

Der MÜLLERsche Gang ist ein Kanal, der bei den Embryonen der meisten Wirbeltiere (Selachier, Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere) ursprünglich parallel und dicht neben dem Urnierengang vorgefunden wird, ein Kanal, der sich in gleicher Weise bei beiden Geschlechtern anlegt, aber später in jedem eine verschiedene Verwendung findet. Er nimmt bei niederen Wirbeltieren seine Entstehung aus dem Urnierengang, was am leichtesten bei den Selachiern (SEMPER, BALFOUR, HOFFMANN, RABL) zu verfolgen ist. Hier weitet sich der Urnierengang aus, erhält auf dem Querschnitt (Fig. 486 [4]) eine ovale Form und gewinnt an seiner dorsalen (*st*) und seiner ventralen Hälfte (*od*), welche letztere an das Peritonealepithel unmittelbar angrenzt, eine verschiedene Beschaffenheit. An der dorsalen Hälfte münden die Urnierenkanälchen ein, während ventralwärts sich die Wand bedeutend verdickt. Hierauf erfolgt eine Trennung der beiden Teile, die in geringer Entfernung vom vorderen Ende beginnt (Querschnitt 3—1) und nach hinten bis zur Einmündungsstelle in den Enddarm fortschreitet. Das dorsal gelegene Spaltungsprodukt ist der bleibende Urnierengang (*wd*); er zeigt ursprünglich ein weiteres Lumen und nimmt die Harnkanälchen auf (Fig. 474 *st*). Ventral zwischen ihm und dem Epithel der Leibeshöhle liegt der MÜLLERsche Gang (Fig. 486 *od* und 474), der zuerst nur wenig durchgängig ist,

später sich aber viel bedeutender ausweitet. Beim Spaltungsprozeß wird ihm das vordere Anfangsstück des primären Kanals (Fig. 474 *pd*) zugeteilt, welches auf S. 469 als Vorniere beschrieben wurde und durch einen Flimmertrichter (Fig. 474 *o*) in die Leibeshöhle ausmündet. Der Flimmertrichter wird zum Ostium abdominale tubae.

Auch bei den Amphibien entwickelt sich der MÜLLERsche Gang durch Abspaltung vom Urnierengang (FÜRBRINGER, HOFFMANN) mit Ausnahme des vorderen Abschnittes, welcher die in die Leibeshöhle führende Öffnung trägt. Zur Bildung desselben dient ein kleiner, unmittelbar an die Vorniere angrenzender Bezirk der Leibeshöhle, in welchem sich das Epithel verdickt, indem seine Zellen Zylinderform annehmen. Das verdickte Epithel senkt sich zu einer Rinne ein und schnürt sich darauf vom umgebenden Gewebe zu einem kurzen Trichter ab, der vorn durch eine weite Öffnung mit der Leibeshöhle in Verbindung bleibt, nach hinten aber sich in den durch Abspaltung entstandenen Teil des MÜLLERschen Ganges fortsetzt. Die Vornierenkanälchen und der Glomerulus bilden sich zurück.



Fig. 486. **Vier Querschnitte durch den vorderen Abschnitt des Urnierenganges eines weiblichen Embryos von Scyllium canicula.** Nach BALFOUR. Die Abbildung zeigt, wie sich vom Urnierengang *sd* und *wd* der MÜLLERsche Gang *od* abspaltet.

Die Entstehung des MÜLLERschen Ganges durch Abspaltung vom Urnierengang kann indessen bei den Amphibien noch nicht als ganz sichergestellt betrachtet werden. Denn für Ichthyophis gibt SEMON in seiner neuesten, wichtigen Abhandlung über das Urogenitalsystem an, daß hier die MÜLLERschen Gänge „ohne jede Beziehung zu irgendeinem Teil der Vorniere und des Vornierenganges dorsal von diesen Bildungen aus einer faltenförmig vorspringenden Peritonealwucherung ihren Ursprung nehmen“.

Die Spaltung des einfachen Urnierenganges in zwei dicht nebeneinander gelegene Kanäle ist ein eigentümlicher Vorgang, der nur verständlich wird unter der Voraussetzung, daß der Urnierengang eine doppelte Funktion besessen hat. Wahrscheinlich diente er ursprünglich sowohl zur Ausführung des von den Urnierenkanälchen gelieferten Exkretes, als auch nahm er durch seine Vornierentrichter aus der Leibeshöhle die bei der Reife in sie entleerten Geschlechtsprodukte, Eier oder Samenfäden, auf und leitete sie nach außen. Ähnliches beobachtet man häufig bei wirbellosen Tieren, z. B. in verschiedenen Abteilungen der Würmer, bei denen auch die Segmentalkanäle, welche die Leibeshöhle durchbohren, sowohl Exkrete des Körpers als auch die Geschlechtsprodukte nach außen befördern. Bei den Wirbeltieren ist dann eine jede der zwei Funktionen auf einen besonderen Kanal übertragen worden, denen der eine die Verbindung mit der Leibeshöhle verliert, damit den queren Urnierenkanälchen in Zusammenhang bleibt, deren die Flimmertrichter der Vorniere zugeteilt erhält und so zur Ausleitung der Geschlechtsprodukte (Eier) geeignet wird.

Bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren ist die Entwicklungsweise des Müllerschen Ganges noch Gegenstand wissenschaftlicher Kontroverse. Die meisten Beobachter (Waldeyer, Braun, Gasser, Janosik, Mihalkovics u. a.) geben an, in keiner Zeit eine Abspaltung vom Urnierengang beobachtet zu haben. Nach ihrer Darstellung, die auch in den neuesten Untersuchungen von Wiedersheim, Hoffmann und Nagel bestätigt wird, entsteht bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren der Müllersche Gang ganz selbständig als eine Neubildung zu einer Zeit, wo die Urniere schon weiter ausgebildet ist und einen in die Leibeshöhle vorspringenden, bandartigen Körper (die Urnierenfalte) darstellt (Fig. 487). Man sieht dann, wie das Epithel der Leibeshöhle im vorderen Bereiche und an der lateralen Fläche der Falte in einem kleinen Bezirk (a') in auffallender Weise verdickt und aus Zylinderzellen zusammengesetzt ist, während es sonst aus abgeplatteten Zellen besteht. Die verdickte Epithelpartie senkt sich trichterförmig in die Tiefe und legt sich an den in der Nähe befindlichen Urnierengang (y) dicht an. Von hier aus wächst das blinde Ende des Trichters, wie meistens angegeben wird, selbständig durch Wucherung seiner Zellen nach rückwärts aus und läßt einen soliden Strang entstehen, der unmittelbar zwischen dem Urnierengang und dem hier etwas verdickten Peritonealepithel gelegen ist. Es wird nun der durch Einstülpung entstandene Trichter zum Ostium abdominale tubae, der solide Zellenstrang aber, der sich bald aushöhlt und nach hinten endlich in die Kloake einmündet, zum Müllerschen Gang.

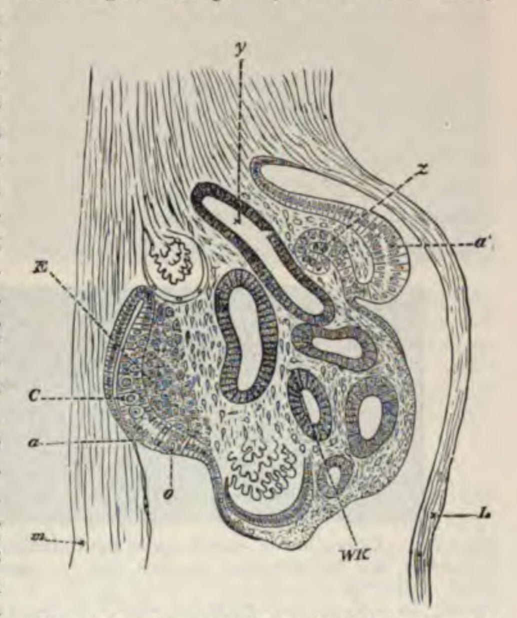


Fig. 487. **Querschnitt durch die Urniere, die Anlage des Müllerschen Ganges und die Keimdrüse beim Hühnerembryo am 4. Tage.** Nach Waldeyer. Vergr. 160fach. *m* Mesenterium; *L* Rumpfplatte; *a'* die Gegend des Peritonealepithels, von welcher sich das vordere Ende des Müllerschen Ganges (*z*) eingestülpt hat; *a* verdickte Partie des Keimepithels, in welcher die primären Keimzellen *C* und *o* liegen; *E* modifiziertes Mesenchym, woraus das Stroma der Keimdrüse gebildet wird; *WK* Urniere; *y* Urnierengang.

Wenn die eben gegebene Darstellung in allen Einzelheiten richtig ist, so würden die Müllerschen Gänge bei den Anamnia und bei den Amnioten, obwohl sie dieselbe Lage, Form und Funktion besitzen, doch keine gleichwertigen Organe sein, da ihre Entwicklung eine verschiedene ist. Denn der eine spaltet sich vom Urnierengang ab, der andere legt sich neu durch Einstülpung vom Peritonealepithel aus an.

Ein derartiges überraschendes Endergebnis erscheint aus vergleichend-anatomischen Gründen unwahrscheinlich; es wird daher entweder die Abspaltungslehre oder die Lehre von der Neubildung des Müllerschen Ganges durch Einfaltung in Zukunft noch eine Kor-

rektur erfahren müssen. Bei diesem Stand der Dinge verdient der von einigen Forschern gemachte Versuch Beachtung, nach welchem sich die Befunde bei den Amnioten doch auf diejenigen der Anamnia zurückführen lassen. Es würde der Fall sein, wenn sich die Angaben von BALFOUR und SEDGWICK, die allerdings von anderer Seite in Abrede gestellt werden (JANOSIK u. a.) bestätigen sollten.

Bei den Selachiern sind, wie wir oben gesehen haben, am MÜLLERschen Gang zwei verschiedene Abschnitte zu unterscheiden, ein vorderer, welcher die verkümmerte Vorniere ist und die Tubenöffnung trägt, und ein hinterer, welcher sich durch Abspaltung vom Urnierengang anlegt. Eine derartige doppelte Entstehung suchen BALFOUR und SEDGWICK auch für den MÜLLERschen Gang beim Hühnerembryo nachzuweisen. Den durch Einstülpung des Peritonealepithels gebildeten Teil (Fig. 487 *z*) deuten sie als Vorniere. Eine Ähnlichkeit mit einer solchen finden sie darin, daß dieser Teil nach ihren Untersuchungen nicht aus einer einfachen Einstülpung des Peritonealepithels, sondern aus drei hinter einander gelegenen, offenen Einstülpungen besteht, welche durch leistenförmige, sich später aushöhlende Epithelverdickungen verbunden sind (Fig. 488 gr^2, gr^3, r^2).



Fig. 488. **Querschnitte durch zwei Peritonealeinstülpungen, aus denen der vordere Abschnitt des Müllerschen Ganges (die Vorniere) des Hühnerembryos hervorgeht.** Nach BALFOUR u. SEDGWICK. A ist der 11., B der 15., C der 18. Schnitt der ganzen Serie; gr^{2} ^{3} 2., 3. Furche; r^2 2. Leiste; *wd* WOLFFscher Gang.

Daraus geht ein schwach gewundener, kurzer Gang hervor, der durch drei Öffnungen in die Leibeshöhle mündet.

Wenn diese Deutung richtig ist, so muß die vorderste Anlage des Exkretionssystems vom Hühnchen, die auf S. 471 als Vorniere beschrieben wurde, eine Lageveränderung erfahren und mit dem Auftreten des WOLFFschen Körpers sich an diesem etwas nach hinten verschoben haben. Solange diese Lageveränderung durch das Studium von Zwischenstadien nicht erwiesen ist, entbehrt die Deutung, so wahrscheinlich sie uns auch zu sein scheint, noch der tatsächlichen Begründung.

Was ferner den hinteren, längeren Abschnitt des MÜLLERschen Ganges betrifft, so läßt ihn SEDGWICK im Gegensatz zu der oben gegebenen Darstellung durch Abspaltung vom Urnierengang aus entstehen. Nach seinen Untersuchungen findet man den Vornierenteil des MÜLLERschen Ganges an seinem hinteren Teil stets mit der ventralen Wand des Urnierenganges in Verbindung. Auf Kosten derselben soll er sich allmählich von vorn nach rückwärts vergrößern. Die Querschnitte A und B der Fig. 489 veranschaulichen dies Verhältnis. Fig. B zeigt die Stelle, an der die ventrale Wand des Urnierenganges durch Vermehrung der Epithelzellen zu einer Leiste (*md*) verdickt ist; auf einem

weiter nach vorn geführten Querschnitt (A) hat sich die verdickte Partie zu einem Strang (*md*) abgelöst, welcher sich später noch mehr isoliert und eine eigene Höhlung erhält. Der Befund erinnert ganz offenbar an die Bilder, welche auch die Querschnitte durch Selachierembryonen (Fig. 486) geben.

Nach den Beobachtungen von SEDGWICK würde demnach das vordere Ende des MÜLLERschen Ganges aus der Vorniere, das hintere Ende aber durch Abspaltung von Zellen des Urnierenganges entstehen. So wäre eine Übereinstimmung mit den Verhältnissen der amnionlosen Wirbeltiere gegeben. Gegen die Darstellung von SEDGWICK wird aber neuerdings wieder durch HOFFMANN Einspruch erhoben.

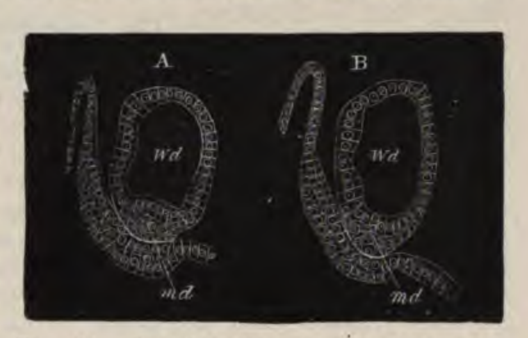


Fig. 489. **Zwei Schnitte um die Verbindung des soliden Endstückes des Müllerschen Ganges mit dem Urnierengang beim Hühnerembryo zu zeigen.** In A ist das Endstück des Ganges noch ganz deutlich getrennt, in B hat es sich mit der Wandung des Urnierenganges vereinigt; *md* MÜLLERscher Gang; *Wd* Urnierengang.

Noch verdient besonders erwähnt zu werden, daß auch bei menschlichen Embryonen der vordere Abschnitt der MÜLLERschen Gänge sich als eine trichterförmige Einstülpung des Cölomepithels an der Außenseite des WOLFFschen Körpers bildet, daß sein hinteres Ende (Fig. 490 *M.g*) eine kurze Strecke dem Urnierengang (*W.g*) dicht anliegt und ihm entlang nach hinten zum Sinus urogenitalis hinwächst, der bei Embryonen von 25—30 mm erreicht wird. Zwar spricht sich NAGEL, dem wir diese schöne Beobachtung verdanken, gegen eine Abspaltung aus, doch ist die Ähnlichkeit mit den beim Hühnerembryo und den amnionlosen Wirbeltieren erhaltenen Befunden wohl nicht in Abrede zu stellen und auch von NAGEL hervorgehoben worden.



Fig. 490. **Querschnitt durch den Wolffschen und Müllerschen Gang zweier menschlicher Embryonen.** Nach NAGEL. A eines weiblichen Embryos von 21 mm Länge. B eines männlichen Embryos von 22 mm Länge. *W.g* WOLFFscher Gang; *M.g* Ende des in Entwicklung begriffenen MÜLLERschen Ganges.

Einen vermittelnden Standpunkt nimmt TAALMAN KIP in einer kürzlich erschienenen Arbeit ein, indem er für einige Säugetierarten nachweisen konnte, daß das hintere Ende des MÜLLERschen Ganges sich in ähnlicher Weise wie bei den Selachiern durch Abspaltung vom Urnierengang anlegt, bei anderen Arten dagegen ähnlich wie bei den Reptilien selbständig nach hinten auswächst. Das Ostium abdominale

und das vordere Stück des Ganges bei den Säugetieren und Vögeln deutet TAALMAN KIP auch für einen Teil der Vorniere.

Wie aus unserer Darstellung hervorgeht, ist das Kapitel über die Entwicklung des MÜLLERschen Ganges und über seine Beziehung zur Vorniere, besonders bei den Amnioten, trotz zahlreicher Untersuchungen noch immer nicht zu einem vollständig befriedigenden Abschluß gebracht.

e) Das Keimepithel.

Zur Zeit, wo sich der MÜLLERsche Gang anlegt, sind bei den Wirbeltieren auch die ersten Spuren der Geschlechtsdrüsen nachzuweisen. Ihr Mutterboden ist gleichfalls das Epithel der Leibeshöhle. Dieses gewinnt z. B. beim Hühnerembryo, welcher der Beschreibung zur Grundlage dienen soll, in den verschiedenen Bezirken der Leibeshöhle ein verschiedenes Aussehen (Fig. 487): an den meisten Stellen platten sich die Epithelien außerordentlich ab und nehmen die Beschaffenheit des späteren „Endothels" an. Auch auf den Urnieren, die als dicke, blutreiche Falten in die Leibeshöhle vorspringen, ist im größten Bereich das Epithel stark abgeplattet, erhält sich dagegen in seiner ursprünglichen Beschaffenheit 1. an ihrer lateralen Fläche längs eines Streifens (*a'*), an welchem sich, wie wir oben gesehen haben, der MÜLLERsche Gang entwickelt, und 2. längs eines Streifens (*a*), der an der medialen Seite der Urniere von vorn nach hinten hinzieht; der letztere ist von BORNHAUPT und WALDEYER in seiner Bedeutung richtig gewürdigt und als Keimepithel bezeichnet worden. Von ihm leiten sich die Keimzellen her: im weiblichen Geschlecht die Ureier, im männlichen die Ursamenzellen. Nur in den allerfrühesten Stadien ist nicht zu unterscheiden, ob sich das Keimepithel zum Hoden oder zum Eierstock ausbilden wird. Bald aber treten Unterschiede hervor, welche eine sichere Bestimmung gestatten. Wir wollen zuerst die Entwicklung des Eierstockes, alsdann diejenige des Hodens in das Auge fassen.

f) Der Eierstock.

Die Entwicklung des Eierstockes ist bis auf einige strittige Punkte ziemlich genau bekannt, sowohl bei niederen als auch bei höheren Wirbeltieren. Ich kann mich daher einfach auf die Darstellung der Befunde beschränken, welche man von dem Huhn, den Säugetieren und dem Menschen erhalten hat.

Am 5. Bebrütungstage etwa nimmt das Keimepithel beim Hühnerembryo an Dicke bedeutend zu und wird 2—3 Zellenlagen stark. In diesem treten einige Elemente hervor, die sich durch Protoplasmareichtum und durch große und rundliche Kerne auszeichnen (Fig. 487 *C* u. *o*). Da sie zur Entwicklung der Eier in nächster Beziehung stehen, sind sie von WALDEYER, der sie zuerst genauer beobachtet hat, als die Ureier bezeichnet worden.

Unter dem Keimepithel findet sich zu jener Zeit schon embryonales Bindegewebe vor, mit sternförmigen Zellen (*E*), welche in lebhafter Wucherung begriffen sind. Auf diese Weise entsteht an der medialen Seite der Urniere die Geschlechtsleiste, welche von den Harnkanälchen durch eine dazwischen befindliche geringe Quantität von embryonaler Bindesubstanz getrennt ist.

Ähnliche Veränderungen wie beim Huhn treten bei Säugern und beim Menschen auf, mit dem Unterschied, daß das Keimepithel eine viel bedeutendere Dicke zu erreichen scheint.

Auf älteren Entwicklungsstadien verlieren die Grenzen zwischen dem Keimepithel, welches in starker Wucherung begriffen ist und daher zahlreiche Kernteilungsfiguren aufweist, und zwischen dem unter ihm liegenden Gewebe mehr und mehr an Deutlichkeit. Es rührt dies einfach daher, daß jetzt ein Durchwachsungsprozeß des Epithels und des embryonalen Bindegewebes stattfindet (Fig. 491). Mit Absicht sage ich: ein Durchwachsungsprozeß, indem ich unentschieden lasse, ob mehr das Keimepithel infolge seiner Entwicklung in das embryonale Bindegewebe in Form von Strängen und einzelnen Zellgruppen hineinwuchert, oder ob das Bindegewebe mit Fortsätzen in das Epithel dringt. Wahrscheinlich sind beide Gewebe an dem Vorgange aktiv beteiligt.

Bei dem Durchwachsungsprozeß, welcher lange Zeit während der Entwicklung fortdauert, lassen sich zwei Hauptstadien unterscheiden.

Zuerst gehen aus dem Keimepithel dünnere und stärkere Stränge und Haufen (Fig. 491 u. 492) von Zellen hervor, die man Eifächer und



Fig. 491. **Querschnitt durch den Eierstock eines 5 Tage alten Kaninchens.** Nach Balfour. Stark vergrößert. *k.e* Keimepithel; *u.ei* Ureier; *ei.b* Eiballen; *bi* Bindegewebe.

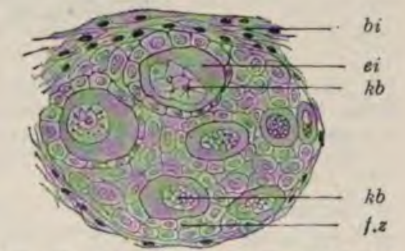


Fig. 492. **Schnitt durch einen Eiballen eines 7 Tage alten Kaninchens.** Nach Balfour. *ei* Eizelle; deren Keimbläschen (*kb*) ein Fadennetz zeigt; *bi* bindegewebiges Stroma; *f.z* Follikelzellen.

Eiballen genannt hat. Zuweilen treten sie hier und da durch seitliche Äste zu einer Art von Netzwerk in Verbindung. Zusammen mit dem sie trennenden Bindegewebe bilden sie die Grundlage für die Rinde des Eierstocks. Nagel hat dieses Stadium von einem menschlichen Embryo von 11 cm Rumpflänge in Fig. 493 abgebildet.

In den Eifächern sind zweierlei Arten von Zellen anzutreffen: Follikelzellen und Ureier (Fig. 492*f.z* u. *ei*). Über die Herkunft der ersteren gehen die Ansichten noch auseinander (vgl. S. 503); meiner Ansicht nach stammen beide vom Keimepithel ab.

Während nun die Follikelzellen durch fortdauernde Teilungsprozesse zahlreicher und kleiner werden, nehmen die Ureier an Größe immer mehr zu und erhalten sehr ansehnliche, bläschenförmige Kerne mit einem deutlich entwickelten Fadennetz (*kb*). Sie liegen selten vereinzelt in den Strängen und Ballen der Follikelzellen, sondern gewöhnlich in Gruppen beisammen, welche als Einester bezeichnet werden. In den Nestern beobachtet man öfters, wie von Balfour und van Beneden hervorgehoben wird, daß mehrere Ureier zu einer gemeinsamen, vielkernigen Protoplasmamasse, zu einem Syncytium, verschmolzen sind. In einem solchen entwickelt sich später nur ein einziges

Ei. Von den mehrfachen Kernen übertrifft bald einer die anderen an Größe und wird zum Keimbläschen, während die übrigen zerfallen und aufgelöst werden. Aus derartigen Vorgängen ist nun nicht der Schluß zu ziehen, daß das Ei, wie zuweilen behauptet worden ist, einer Vielheit von Zellen entspricht: richtiger ist der Befund so zu deuten, daß von den in einem Nest enthaltenen Eizellen eine in ihrem Wachstum vorauseilt und dadurch die übrigen unterdrückt und zu ihrem eigenen Wachstum, gewissermaßen als Nahrungsmaterial, mit verwendet.



Fig. 493. **Schnitt durch den Eierstock eines menschlichen Embryos von 11 cm Rumpflänge.** Nach NAGEL. *1* äußere Schicht der Eierstocksanlage (das spätere Eierstocksepithel); *2* Eifächer; *3* Stroma (Gefäße).

Es ist dies ein Vorgang, der bei Wirbellosen überaus häufig wiederkehrt und namentlich durch Untersuchungen von WEISMANN im Stamme der Arthropoden aufs genaueste verfolgt worden ist. Man kann hier Schritt für Schritt zeigen, wie bei

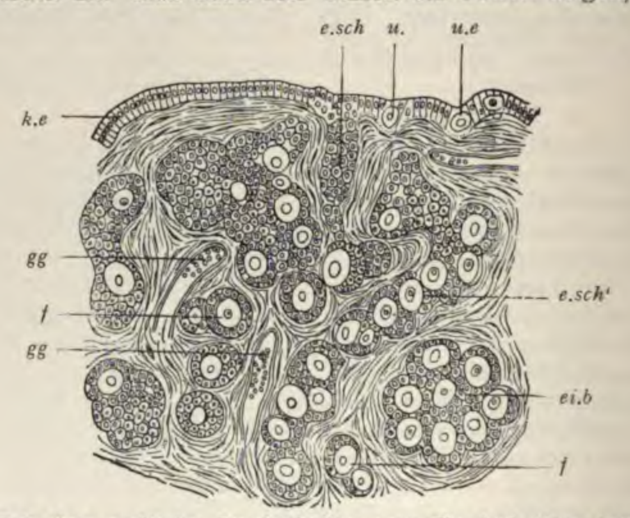


Fig. 494. **Teil eines sagittalen Durchschnittes vom Eierstock eines neugeborenen Kindes.** Stark vergrößert. Nach WALDEYER. *k.e* Keimepithel; *e.sch* PFLÜGERsche Schläuche; *u.e* im Keimepithel gelegene Ureier; *e.sch'* langer, in Follikelbildung begriffener PFLÜGERscher Schlauch; *ei.b* Eiballen, ebenfalls in der Zerlegung in Follikel begriffen; *f* jüngste, bereits isolierte Follikel; *gg* Gefäße. In den Schläuchen und Eiballen sind die Primordialeier und die kleineren Epithelzellen, das spätere Follikelepithel, zu unterscheiden.

niederen Krebsen und Insekten von zahlreichen Ureiern, die ursprünglich in einem Keimfach eines Eierstockschlauches enthalten sind, nur eins zum Ei wird, während die anderen frühzeitig im Wachstum zurückbleiben und zerfallen. Ihre Zerfallsprodukte werden hierauf mit in die definitive Eizelle als Dottermaterial herübergenommen.

Während der Vergrößerung der Eizellen leitet sich das zweite Stadium des Durchwachsungsprozesses von Epithel und Bindegewebe ein: das Stadium der Bildung von Primärfollikeln (Fig. 494). An der Grenze zwischen der Mark- und Rindenzone des Eierstocks wuchert das blutgefäßführende Bindegewebe der Umgebung in die Stränge (*e.sch*) und Eifächer (*ei.b*) hinein und teilt sie in lauter kugelige Körper, in die einzelnen Primärfollikel (*f*) ab. Ein solcher enthält ein einziges Ei, das ringsum von einer Schicht von Follikelzellen eingehüllt ist. Das herumgewucherte, blutgefäßführende Bindegewebe wird zur Follikelhaut oder Theca folliculi.

Von der Marksubstanz aus schreitet die Auflösung in Follikel immer mehr nach dem Keimepithel vor, welches sich jetzt schärfer durch eine dickere, zusammenhängende Bindegewebsschicht, die spätere Albuginea, von der Zone der Primärfollikel (Zona parenchymatosa) abgrenzt. Einzelne Zellstränge, welche noch längere Zeit eine Verbindung zwischen Keimepithel und einzelnen Folikeln unterhalten, sind in der Literatur unter dem Namen der PFLÜGERschen Schläuche bekannt (Fig. 494 *e.sch*).

Die Neubildung von solchen Schläuchen und von jungen Eiern aus dem Keimepithel scheint bei niederen Wirbeltieren während des ganzen Lebens weiter vor sich zu gehen, bei den meisten Säugetieren dagegen ist sie auf die Periode der embryonalen Entwicklung oder die ersten Lebensjahre beschränkt. Im ersten Falle, bei einer uneingeschränkten Neubildung, kann man auch am ausgewachsenen Tiere Eikeime bald an den verschiedensten Stellen des Eierstocks antreffen, bald findet man sie nur auf bestimmte Gegenden desselben beschränkt. Im zweiten Falle erlischt die Ureierbildung im Keimepithel wohl um so frühzeitiger, je geringer das gesamte, während des Lebens nach außen entleerte Eiquantum ist. So gibt WALDEYER vom Menschen an, daß im 2. Lebensjahre eine Entstehung neuer Eier nicht mehr nachzuweisen ist.

Trotzdem ist beim Menschen die Anzahl der in einem einzigen Eierstock enthaltenen Eianlagen schon eine außerordentlich große. Man hat sie bei einem geschlechtsreifen Mädchen auf 36000 geschätzt. Bei anderen Säugetieren scheint die Neubildung länger anzudauern. Bei jungen Tieren (von Hund und Kaninchen usw.) hat man noch PFLÜGERsche Schläuche beobachtet, welche mit dem Keimepithel des Eierstocks zusammenhingen und kleine Ureier umschlossen. Doch ist es hier in Zweifel gezogen worden, ob man es mit wirklichen Neubildungen oder nur mit Ureiern zu tun hat, die in ihrer Entwicklung stehen geblieben sind. Nur von einigen Säugetieren, z. B. der Fledermaus, gibt VAN BENEDEN mit Sicherheit an, daß auch beim vollkommen geschlechtsreifen Tier neue PFLÜGERsche Schläuche und Ureier noch fortwährend vom Keimepithel produziert werden.

Im Anschluß an die Entstehung der Follikel will ich hier gleich noch einige Angaben über ihre weitere Umbildung folgen lassen. Dieselbe ist bei den verschiedenen Wirbeltieren, mit Ausnahme der Säugetiere, eine sehr ähnliche.

Bei den meisten Wirbeltieren besteht der Follikel zuerst aus einer kleinen, zentral gelegenen Eizelle und einer einfachen Lage einhüllender, kleiner Follikelzellen. Beide grenzen sich bald schärfer durch eine Dotterhaut oder Membrana vitellina gegeneinander ab. An älteren Follikeln haben beide Teile an Größe zugenommen. Die Follikelzellen wachsen gewöhnlich zu längeren Zylindern aus und scheinen bei der Ernährung des Eies eine nicht unwesentliche Rolle zu spielen. Bei vielen Tieren, z. B. bei Haien und Dipneusten, hat man in ihnen Dotterkörnchen, wie in der Eizelle selbst, vorgefunden und hat hieraus, wie aus anderen Erscheinungen, geschlossen, daß die Follikelzellen aus der gefäßhaltigen Follikelkapsel Nahrungssubstanz aufnehmen und sie weiter zum Ei transportieren. Eine derartige Ernährung wird dadurch erleichtert, daß die Dotterhaut (Fig. 15 *zp*) von Kanälchen durchbohrt ist, durch welche die Follikelzellen (*fz*) Protoplasmafäden nach dem Ei hindurchsenden. Wenn das Ei seine vollständige Größe erreicht hat, verliert das Follikelepithel seine Bedeutung als Ernährungsorgan und plattet sich mehr und mehr ab.

Bei niederen Wirbeltieren werden die reifen Eizellen gewöhnlich in großer Menge auf einmal, häufig im Verlauf weniger Tage, ja selbst Stunden, entleert. Es geschieht in der Weise, daß die Bindegewebshülle der Follikel platzt und ein Austreten der Eier in die Leibeshöhle veranlaßt, wie bei den Fischen und den meisten Amphibien. Nach der Entleerung ist der Eierstock, welcher vorher außerordentlich groß war und am meisten Platz in der Leibeshöhle einnahm, auf einen ganz kleinen Strang zusammengeschrumpft und schließt jetzt nur noch junge Eikeime ein, die zum Teil bis zum nächsten Jahre heranzureifen bestimmt sind.

In etwas anderer Weise verläuft bei den Säugetieren die weitere Entwicklung der Follikel. Diese enthalten ursprünglich, wie bei den übrigen Wirbeltieren, auch nur ein kleines Ei und eine einfache Lage stark abgeplatteter Follikelzellen, die von angrenzenden Bindegewebszellen oft schwer zu unterscheiden sind; sie heißen jetzt die Primärfollikel.

Mit der Vergrößerung der Eizelle verändert auch das Follikelepithel seinen Charakter. Die ursprünglich platten Zellen werden kubisch, dann wachsen sie zu längeren Zylindern aus und umgrenzen in radiärer Richtung in einfacher Schicht das Ei, dessen Zona pellucida immer breiter und deutlicher unterscheidbar wird (Fig. 495).

Noch später tritt eine Vermehrung der Follikelzellen ein, die sich infolgedessen in doppelter (Fig. 496) und schließlich in vielfacher Schicht um das größer gewordene Ei als Hülle herumlagern. Es ist dies die Einleitung zu einem Vorgang, der speziell für die Säugetiere charakteristisch ist und durch welchen sich der solide Primärfollikel in den hohlen Sekundärfollikel oder in das Graafsche Bläschen umwandelt.

Es wird nämlich von den gewucherten Follikelzellen eine Flüssigkeit, der Liquor folliculi, abgesondert, der sich hie und da in kleinen Spalten ansammelt (Fig. 497). Indem der Liquor an Menge rasch zunimmt und die einzelnen Spalten im Follikelepithel dabei zu einem größeren Hohlraume verschmelzen, entsteht im Stroma des Ovariums ein mehr oder minder großes Bläschen (Fig. 498 A u. B), welches von dem Holländer Regnier de Graaf entdeckt und für das Ei der Säugetiere und des Menschen erklärt worden ist. Die Bildung hat auch nach ihm den Namen des Graafschen Bläschens erhalten. Ein solches

besteht nunmehr (Fig. 498 B) 1. aus einer äußeren bindegewebigen, Blutgefäße führenden Hülle (*fk*), der Theca folliculi, 2. aus einem ihrer Innenfläche auflagernden, mehrschichtigen Epithel von kleinen Follikelzellen (*fz*), der Membrana granulosa, 3. aus dem Liquor folliculi (*ff*) und 4. aus dem Ei (*ei*), das ursprünglich im Zentrum des Follikels lag, jetzt aber an die Peripherie gedrängt worden ist. Hier bedingt es, in eine große Menge von Follikelzellen (*fz*[1]) eingehüllt, an der Wand einen nach innen gerichteten Vorsprung, den Eihügel oder Cumulus ovigerus.

Fig. 495. Fig. 496. Fig. 497.

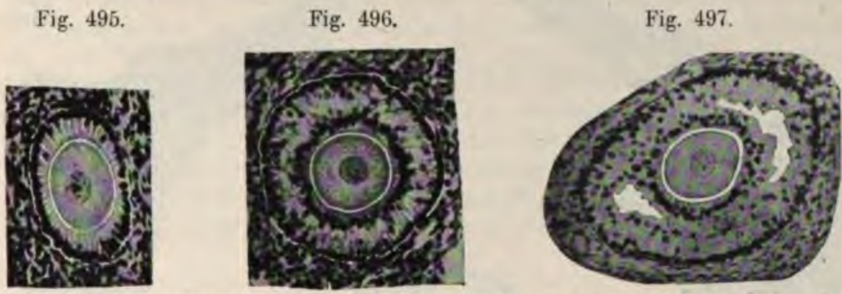


Fig. 495. **Primärfollikel mit einer einfachen Hülle zylindrischer Follikelzellen aus einem Schnitt durch den Eierstock der Katze.** Photogr. des anat.-biol. Instituts.
Fig. 496. **Älteres Stadium aus demselben Eierstock, mit einer doppelten Lage von Follikelzellen.** Photogr. des anat.-biol. Instituts.
Fig. 497. **Ein Follikel mit mehrschichtigem Epithel, in welchem mehrere mit Liquor erfüllte Spalten entstanden sind, aus dem Eierstock einer Katze.** Photogr. des anat.-biol. Instituts.

Wenn das Ei seine vollständige Reife erlangt hat, besitzt der Graafsche Follikel (Fig. 499) beim Menschen etwa einen Durchmesser von 5 mm und ruft an der Oberfläche des Eierstocks eine hügelartige Hervorwölbung hervor. An dieser ist die Theka folliculi stark verdünnt und in

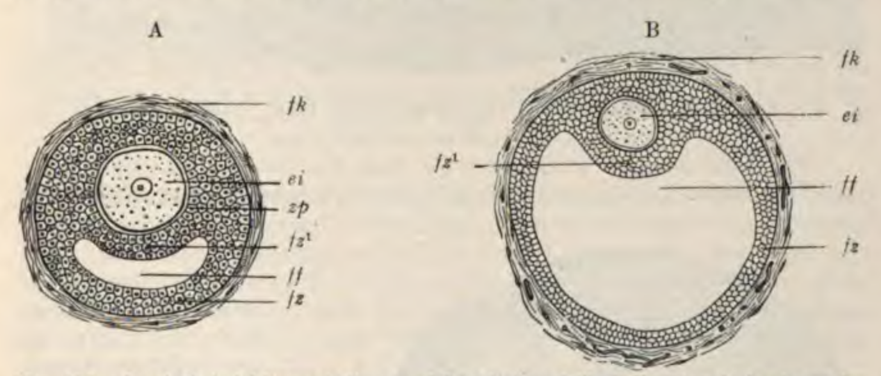


Fig. 498. **Zwei Entwicklungsstadien von Graafschen Bläschen.** A mit beginnender Entwicklung von Follikelflüssigkeit; B mit größerer Ansammlung derselben. *ei* Ei; *fz* Follikelzellen; *fz*[1] Follikelzellen, welche das Ei einhüllen und den Cumulus ovigerus bilden; *ff* Follikelflüssigkeit (Liquor folliculi); *fk* Follikelkapsel (Theka folliculi); *zp* Zona pellucida.

einem kleinen Bezirk, der Narbe oder Stigma heißt (Fig. 499), frei von Blutgefäßen. An der Narbe platzt der reife Follikel während einer Menstruations- oder Ovulationsperiode wohl infolge des erhöhten Druckes der Follikelflüssigkeit und der stärkeren Spannung der Theka.

Durch den Riß strömt das Liquor ab und reißt dabei das Ei aus dem Eihügel (Cumulus ovigerus) mit heraus. Das Ei gerät zunächst in die Bauchhöhle, umgeben von der Corona radiata, einer geringen Menge von Follikelzellen, welche noch der Zona pellucida anhaften (Fig. 15); dann wird es von dem Eileiter aufgenommen.

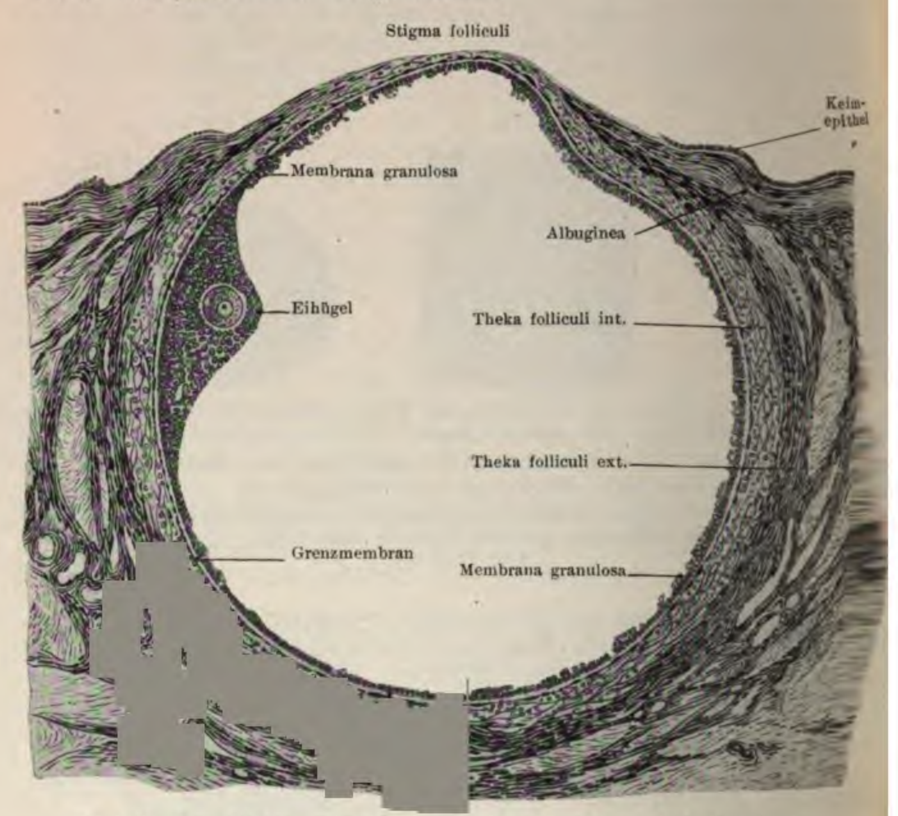


Fig. 499. **Zum Platzen reifer Follikel einer jungen Frau.** Nach KOLLMANN.

Ein interessantes Präparat von dem Eierstock eines Mädchens, das 8 Tage nach einer Menstruation gestorben ist, hat KOLLMANN in seinem embryologischen Atlas abgebildet. Obwohl schon eine Reihe von Tagen nach dem Eintritt des Follikelsprunges verstrichen ist, kann man die Rißstelle (Fig. 500) an der Kuppe des geplatzten GRAAFschen Bläschens doch noch deutlich erkennen. Die Öffnung ist 4 mm lang und 2 mm breit.



Fig. 500. **Eierstock eines 19jährigen gesunden Mädchens mit einem geplatzten Follikel.** Nach KOLLMANN.

Nach seiner Entleerung wandelt sich der Rest des Follikels im Verlauf von mehreren Wochen allmählich in den gelben Körper oder das Corpus luteum (Fig. 501), das eine charakteristische Bildung für den Eierstock der Säugetiere ist, in folgender Weise um: Einmal findet ein Bluterguß aus den in der Umgebung des Risses gelegenen Gefäßen statt. Das Plasma gerinnt; die roten Blutkörperchen beginnen zu zerfallen; aus dem Hämoglobin entstehen hierbei orangegelb gefärbte Hämatoidinkristalle. Ferner geht das mehrschichtige Follikelepithel (die Membrana granulosa) eine Reihe von Veränderungen ein. Seine einzelnen Zellen werden viel protoplasmareicher und nehmen an Größe um das Vielfache zu. Indem sie auch durch Teilung sich vermehren, füllen sie zusammen mit dem Blutgerinnsel allmählich die Follikelhöhle aus und verschließen dann auch die in Fig. 500 noch sichtbare Rißstelle. Später bilden sich kleine Fetttröpfchen und Körner von gelbem Farbstoff (Lutein) in ihrem Protoplasma aus. Da hierdurch und durch die Hämatoindinkristalle das ganze Gebilde eine mehr oder minder intensive Färbung erhält, hat man ihm schon von altersher den Namen des Corpus



Fig. 501. **Eierstock mit einem Corpus luteum, das stark als Kugel vorspringt und mit Blutgefäßen überzogen ist.** Nach COSTE aus KOLLMANN. Die äußere Öffnung des Follikels, die in Figur noch zu sehen ist, hat sich schon geschlossen, obwohl erst einige Tage nach der Menstruation verflossen waren. Links vom Corpus luteum ist ein der Reife naher GRAAFscher Follikel sichtbar.

luteum gegeben. An seiner Bildung beteiligt sich auch 3. noch die innere Schicht der Theka folliculi. Von ihr wandern bindegewebige Sprosse mit kapillaren Blutgefäßen in die Masse der Luteinzellen hinein und zerlegen sie in ein Netzwerk von Strängen. Der gelbe Körper wird mehr und mehr vaskularisiert und nimmt dadurch auch nicht wenig an Größe zu, so daß er als halbkugeliger Hügel über die Oberfläche des Eierstocks vorspringt (Fig. 354, 355 u. 501).

Für die weitere Entwicklung des gelben Körpers ist es nun von Einfluß, ob das entleerte Ei unbefruchtet bleibt oder befruchtet wird. Im ersten Fall bildet sich der gelbe Körper wieder rascher zurück, andernfalls (Fig. 354 u. 355) erreicht er eine viel bedeutendere Größe, deren Maximum im 4. Monat der Schwangerschaft erreicht wird. Er stellt dann eine fleischige, rötliche Masse dar. Erst vom 4. Monat der Schwangerschaft an beginnt der Rückbildungsprozeß. Auf Grund dieses verschiedenen Verhaltens unterscheidet man in der Gynäkologie ein Corpus luteum menstruationis und ein Corpus luteum gravididatis. In älterer

Zeit wurden hierfür die Namen Corpus luteum spurium und Corpus luteum verum gebraucht.

Bei der Rückbildung sind die histologischen Veränderungen in beiden Fällen die gleichen. Die Luteinzellen erleiden immer mehr eine fettige Metamorphose, zerfallen und werden ebenso wie die Zerfallsprodukte des geronnenen Blutergusses resorbiert. Das ursprünglich zellenreiche Bindegewebe beginnt wie bei der Narbenbildung zu schrumpfen; als Folge dieser verschiedenen Rückbildungsprozesse beginnt der gelbe Körper, der über die Oberfläche des Eierstocks hervorragte, erheblich kleiner zu werden und sich schließlich in eine derbe, bindegewebige Schwiele umzuwandeln, welche eine Einziehung an der Oberfläche des Organs bedingt. Der Rest des geplatzten Follikels ist dann nur noch eine gefäßlose Narbe; das Corpus luteum ist jetzt ein Corpus fibrosum geworden, das wie Narbengewebe weiß aussehen oder infolge von Pigmentablagerung heller oder dunkler gefärbt sein kann, so daß wieder ein Corpus fibrosum candicans und nigrescens unterschieden werden kann.

Nachdem wir auf das schließliche Schicksal der Graafschen Bläschen noch ausführlicher eingegangen waren, ist zum Schluß auch ein eigentümlicher Bestandteil der Marksubstanz des Eierstocks auf seine Entwicklung zu untersuchen.

Abgesehen von den Pflügerschen Schläuchen, welche aus dem Keimepithel ihre Entwicklung nehmen und die Ureier liefern, gehen nämlich noch Epithelstränge anderer Art und anderen Ursprunges in die Zusammensetzung des Eierstocks bei den meisten Wirbeltierklassen ein. Wie bei den Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren von verschiedenen Seiten beobachtet worden ist, wachsen aus dem ganz in der Nähe gelegenen Wolffschen Körper Epithelsprosse, die „Geschlechtsstränge der Urniere“, hervor und dringen nach dem sich entwickelnden Eierstocke hin, schon zu einer Zeit, in welcher der Durchwachsungsprozeß zwischen Keimepithel und Bindesubstanz eben beginnt. Sie nehmen, wie Braun für Reptilien, Hoffmann für Amphibien, Semon und Hoffmann für die Vögel nachgewiesen haben, aus dem Epithel der Malpighischen Körperchen ihre Entstehung. An der Basis der als Leiste in die Leibeshöhle vorspringenden Anlage des Eierstocks treten sie darauf bei den Säugetieren, bei denen ihr weiteres Schicksal bisher am genauesten verfolgt ist, miteinander zu einem Netzwerk in Verbindung, schlängeln sich und wachsen den vom Keimepithel aus entstandenen Strängen und Eiballen entgegen. Während nun aus den letzteren bei den Säugetieren die Rinde des Eierstocks sich entwickelt, nehmen erstere an der Zusammensetzung der späteren Marksubstanz teil und werden insofern auch als Markstränge bezeichnet. Sie bleiben in der Nähe der Follikel solid, während sie nach der Urniere zu eine Höhlung bekommen, welche von zylindrischen Zellen umgeben wird.

Bei verschiedenen Arten der Säugetiere zeigen die Markstränge, wie die vergleichenden Untersuchungen von Harz ergeben haben, eine bald geringere, bald mächtigere Entwicklung. Bei einigen, z. B. bei dem Schwein und Schaf, dringen sie nur bis zur Wurzel des Eierstockes vor und bleiben somit von den Pflügerschen Schläuchen durch einen weiten Zwischenraum getrennt; bei anderen wuchern sie bis in ihre Nähe heran, legen sich ihnen zum Teil dicht an (Katze, Meerschweinchen, Maus usw.) und treten bei der Zusammensetzung der Marksubstanz sehr in den Vordergrund.

Über die Bedeutung der Geschlechtsstränge der Urniere oder der Markstränge für die Eibildung stehen sich zwei Ansichten gegenüber. Nach Kölliker und Rouget sollen die Markstränge frühzeitig mit den Pflügerschen Schläuchen verschmelzen und ihnen die Zellen liefern, welche zum Follikelepithel werden. Es würden demnach die in einem Follikel enthaltenen Zellen zweifacher Abkunft sein; es würden die Follikelzellen von der Urniere, die Eier vom Keimepithel abstammen. Die meisten Embryologen bestreiten dies. Nach ihren Beobachtungen treten nur ausnahmsweise die Markstränge dicht an einen Follikel heran, bei manchen Säugetieren gar nicht; es müssen daher vom Keimepithel nicht nur die Ureier, sondern auch die zugehörigen Follikelzellen abgeleitet werden. Ich entscheide mich auch für die zweite Ansicht, für welche mir die Tatsachen am meisten zu sprechen scheinen. Welche Bedeutung aber dann die Markstränge haben, wird besser zu verstehen sein, wenn wir mit der Entwicklung des Hodens bekannt geworden sind, zu welcher wir nun übergehen wollen.

g) Der Hoden.

Ich will gleich hervorheben, daß unsere Kenntnisse von der Entwicklung des Hodens weniger vollständige sind als diejenigen von der Entwicklung des Eierstockes.

Am klarsten scheinen mit die Verhältnisse bei den amnionlosen Wirbeltieren zu liegen. Hier besitzen wir die bahnbrechenden Untersuchungen von Semper und Balfour über die Selachier. Wie hier klar nachgewiesen wird, nehmen die männlichen Geschlechtsprodukte, ebenso wie die weiblichen, von dem Keimepithel der Leibeshöhle ihren Ursprung. Auch im männlichen Geschlecht ist in der Gegend

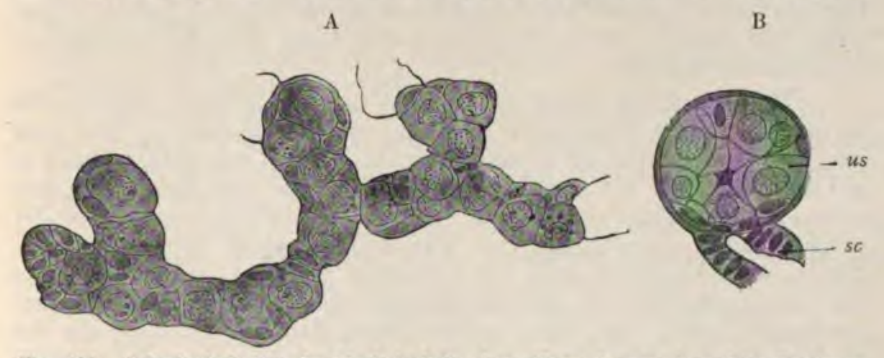


Fig. 502. A **Vorkeimketten der Vorkeimfalte eines 17 cm langen Acanthias-Embryos.** 330fach vergrößert. Nach Semper. Man sieht schmalkernige Zellen und Ursamenzellen, welche Ureiern ähnlich sind. B **Samenampulle aus der Vorkeimfalte eines 25 cm langen Acanthias-Embryos.** 330fach vergrößert. Nach Semper. *us* Ursamenzelle; *sc* Sammelkanälchen, welches sich der Samenampulle blind geschlossen angelegt hat.

der Urniere ein besonderer, verdickter Streifen höherer Epithelzellen nachzuweisen, in welchem größere Zellen mit bläschenförmigen Kernen, die Ursamenzellen oder Spermatogonien, eingebettet sind. Auch hier wandern diese in das unterliegende Bindegewebe hinein. Sie bilden daselbst bei den Haien, deren Verhältnisse ich der Beschreibung zuerst zugrunde legen will, unregelmäßige Zellstränge, die Vorkeimketten Sempers (Fig. 502 A). Aus ihnen entwickeln sich kleine, kugelige, follikel-

artige Körper (Fig. 502 B), indem Bindegewebe aus der Umgebung in die Stränge hineinwächst und sie zerlegt.

Soweit besteht also bei den Selachiern eine vollständige Übereinstimmung in der Entwicklung von beiderlei Geschlechtsdrüsen. Während nun aber beim Eierstock in jedem Follikel eine Zelle an Größe gewinnt und sich zum Ei umwandelt, unterbleibt dies beim männlichen Geschlecht; hier höhlen sich die follikelartigen Bildungen im Innern aus und gestalten sich so zu Samenampullen um. Ihre Epithelzellen wachsen allmählich in lange Zylinder aus; sie werden zum größten Teil zu Spermatogonien, welche durch oftmals wiederholte Teilung im ganzen in 60 Samenzellen zerfallen, deren jede sich zu einem Samenfaden umwandelt. Indem immer die von einer Spermatogonie abstammenden Fäden sich parallel nebeneinander anordnen, erklärt es sich, daß man vor Eintritt der völligen Reife die Samenfäden in größerer Anzahl zu Bündeln vereinigt findet.

Während der Hoden, gleich dem Eierstock, seine spezifischen Gewebsbestandteile direkt vom Keimepithel bezieht, erhält er bei den Selachiern seine ausführenden Wege von der Urniere geliefert. Wie im weiblichen, so wachsen auch im männlichen Geschlecht Epithelsprosse, die Geschlechtsstränge (Genitalkanäle HOFFMANNS), von der Urniere dem Hoden entgegen; sie sind durch Wucherung aus dem Epithel der Flimmertrichter hervorgesproßt, während sie bei den Amphibien von den Wandzellen einiger MALPIGHIscher Körperchen abstammen. An der Basis der Hodenleiste angekommen, vereinigen sie sich untereinander zu einem Längskanal, von welchem feine Röhrchen noch weiter in die Hodensubstanz hineingesandt werden, um sich mit den aus dem Keimepithel entstehenden Bildungen zu vereinigen. Wie die Fig. 502 B lehrt, legen sich die Ausführröhrchen (*sc*) zuerst blind geschlossen an die Samenampullen an und treten mit ihnen in offene Verbindung erst dann, wenn die Reifung der Samenfäden beginnt.

Über die Entwicklung des Hodens bei den höheren Wirbeltieren herrschten früher mancherlei Meinungsverschiedenheiten. Zwar war auch hier ein Keimepithel im männlichen Geschlecht von WALDEYER u. a. auf der Oberfläche der Urniere nachgewiesen, aber eine Beteiligung desselben an der Anlage des Hodens in Abrede gestellt worden. Nach der ursprünglichen Darstellung von WALDEYER, welche von vielen Forschern, wie namentlich auch von KÖLLIKER, vertreten wurde, hielt man die Samenkanälchen für Bildungsprodukte der Urniere. Neuere Untersuchungen haben nun aber nachgewiesen, daß die Entwicklung des Hodens der Reptilien, Vögel und Säugetiere mit derjenigen der amnionlosen Wirbeltiere in den Hauptzügen übereinstimmt. Im Anschluß an BORNHAUPT und EGLI, die allerdings noch mit unvollkommenen Untersuchungsmethoden gearbeitet haben, geben neuerdings BRAUN für die Reptilien, SEMON für die Vögel, MIHALKOVICS und JANOSIK für die Säugetiere an, daß auch im männlichen Geschlecht das Keimepithel zu wuchern beginnt, in die Tiefe dringt und die Spermatogonien liefert. Die Kanälchen, welche WALDEYER und KÖLLIKER von der Urniere in die Hodenanlage hineinwachsen lassen, die Geschlechtsstränge, dienen nur zur Ausführung des Samens. Wie BRAUN für die Reptilien, SEMON für das Huhn angibt, sprossen sie vom Epithel der BOWMANschen Kapseln, wie bei den Amphibien, hervor.

Nach diesen Angaben kann der doppelte Ursprung der Hodensubstanz einerseits vom Keimepithel, andererseits von der Urniere her nicht mehr in Zweifel gezogen werden. Auch bei den Amnioten stammen die samenbereitenden Kanälchen, die Tubuli seminiferi, vom Keimepithel, dagegen die Tubuli recti und das Rete testis von der Urniere ab.

Die Entwicklung des Hodens bei menschlichen Embryonen hat NAGEL untersucht. Auch nach seiner Beschreibung gehen aus dem lebhaft wuchernden Keimepithel zahlreiche Zellstränge hervor, in welche große Ursamenzellen eingebettet sind. Sie werden später zu den Samenkanälchen. Bei dem Menschen herrscht von vornherein, wie NAGEL bemerkt, zwischen beiden Geschlechtern ein so großer Unterschied sowohl in der Gestaltung des ursprünglichen Keimepithelwulstes, wie in dem ganzen Zerlegungsvorgang desselben, daß man an dem anatomischen Bau der Sexualdrüsen von einem sehr frühen Stadium an erkennen kann, ob man ein weibliches oder ein männliches Wesen vor sich hat.

h) Umwandlung der verschiedenen Anlagen des Urogenitalsystems in den fertigen Zustand.

Auf den vorhergehenden Blättern sind wir mit der ersten Entwicklung der verschiedenen Teile, welche die Grundlage für das Urogenitalsystem bilden, bekannt geworden. Diese sind (Fig. 503) drei Paar Kanäle: die Urnierengänge (*ug*), die MÜLLERschen Gänge (*mg*), die Uretern oder Harnleiter (*hl*); ferner eine größere Anzahl von drüsigen Bildungen: Vorniere, Urniere (*un*), bleibende Niere (*n*) und die Geschlechtsdrüsen (*kd*), Eierstock und Hoden.

Es wird nun im folgenden meine Aufgabe sein, zu zeigen, wie sich von diesen embryonalen Anlagen die fertigen Zustände herleiten. Hierbei werde ich mich hauptsächlich auf den Menschen beschränken, da es sich jetzt um leichter zu untersuchende und im allgemeinen wohlbekannte Verhältnisse handelt.

Bei einem 8 Wochen alten menschlichen Embryo (Fig. 504) sind die Anlagen, wenn wir von den nur mikroskopisch wahrnehmbaren Verschiedenheiten absehen, im männlichen und weiblichen Geschlecht noch zum Verwechseln ähnlich.

Alle Drüsen liegen zu beiden Seiten der Lendenwirbelsäule: am weitesten nach vorn die Niere (*n*), die ein kleines, bohnenförmiges Körperchen ist, welchem die um diese Zeit unverhältnismäßig große, nur in der linken Hälfte der Figur zu sehende Nebenniere (*nn*) auflagert.

Etwas seitwärts von ihr sieht man die Urniere (*un*) als einen länglichen, schmalen Gewebsstreifen. Sie ist an der Rumpfwand durch eine Bindegewebslamelle, eine Falte des Bauchfells, das sogenannte Gekröse der Urniere, befestigt. Das Gekröse ist in der Mitte der Drüse ziemlich breit, verlängert sich dagegen nach oben, nach dem Zwerchfell zu, in ein dünnes Bändchen, welches KÖLLIKER als Zwerchfellsband der Urniere beschrieben hat. Ferner bemerkt man noch bei sorgsamer Untersuchung am unteren Ende der Urniere eine zweite Bauchfellfalte, welche von ihr zur Leistengegend verläuft (Fig. 503 u. 504 *gh*). Sie schließt einen derberen Bindegewebsstreifen, eine Art von Band ein, das in der Entwicklung der weiblichen und der männlichen Geschlechtsorgane eine Rolle zu spielen bestimmt ist: das Leistenband der Urniere. Es wird später beim Manne zum HUNTER-

schen Leitband (Gubernaculum Hunteri), beim Weibe zum runden Mutterband (Ligamentum teres uteri).

Medianwärts von den Urnieren finden sich je nach dem Geschlecht des Embryos die Hoden oder die Eierstöcke (*kd*), zu dieser Zeit noch kleine, ovale Körperchen. Auch sie besitzen ein eigenes Gekröse, durch das sie mit der Wurzel der Urniere zusammenhängen, ein Mesorchium oder ein Mesovarium. Solange die Geschlechtsorgane noch ihre Lage zu beiden Seiten der Lendenwirbelsäule einnehmen, verlaufen die sie ernährenden Gefäße genau quer: von der Aorta die Arteria spermatica zum Eierstock oder Hoden und die Vena spermatica von der Drüse quer herüber zur Vena cava inferior.

Fig. 503. Fig. 504.

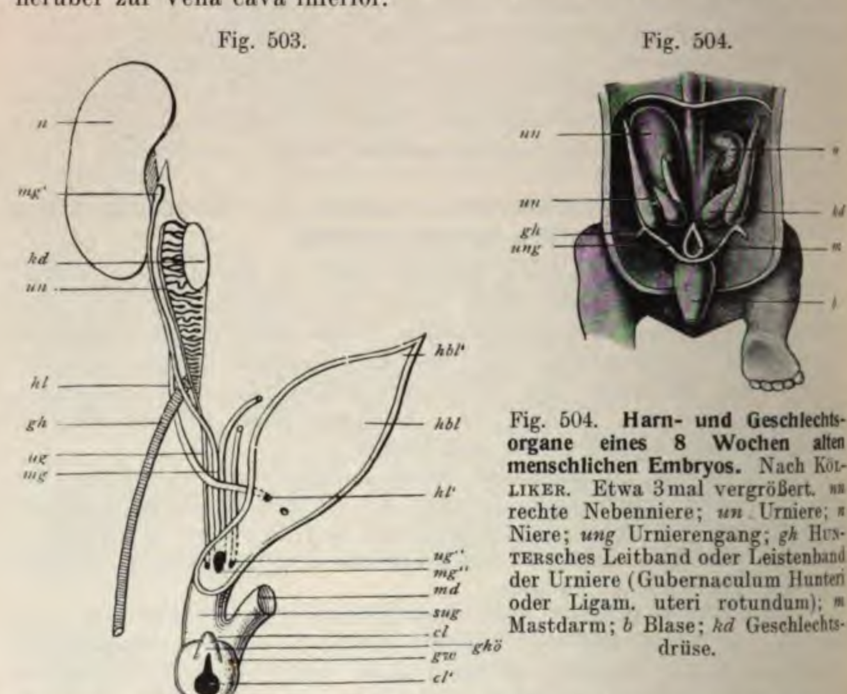


Fig. 504. **Harn- und Geschlechtsorgane eines 8 Wochen alten menschlichen Embryos.** Nach KÖLLIKER. Etwa 3mal vergrößert. *nn* rechte Nebenniere; *un* Urniere; *n* Niere; *ung* Urnierengang; *gh* HUNTERsches Leitband oder Leistenband der Urniere (Gubernaculum Hunteri oder Ligam. uteri rotundum); *m* Mastdarm; *b* Blase; *kd* Geschlechtsdrüse.

Fig. 503. **Schema der indifferenten Anlage des Urogenitalsystems eines Säugetieres auf frühem Stadium.** *n* Niere; *kd* Keimdrüse; *un* Urniere; *ug* Urnierengang; *mg* MÜLLERscher Gang; *mg'* vorderstes Ende desselben; *gh* Gubernaculum Hunteri (Urnierenleistenband); *hl* Harnleiter; *hl'* Einmündung desselben in die Blase; *ug''*, *mg''* Einmündungen der Urnierengänge und der MÜLLERschen Gänge in den Sinus urogenitalis *sug*; *md* Mastdarm; *cl* Kloake; *ghö* Geschlechtshöcker; *gw* Geschlechtswülste; *cl'* Ausmündung der Kloake; *hbl* Harnblase; *hbl'* Verlängerung der Harnblase in den Urachus (späteres Lig. vesico-umbilicale medium).

Die verschiedenen Ausführungsgänge liegen zu dieser Zeit an dem Rande der Urnierenfalte dicht zusammen (Fig. 503), und zwar am meisten nach vorn der MÜLLERsche Gang (*mg*). Weiter nach abwärts nach dem Becken zu nähern sie sich von beiden Seiten der Medianebene (Fig. 503), wobei der MÜLLERsche Gang (*mg*) eine Strecke weit medial vom Urnierengange (*ug*) und dann nach hinten von ihm zu liegen kommt, so daß er um ihn im ganzen eine Art von Spiraltour beschreibt. Im kleinen Becken angelangt, legen sich die vier Gänge hinter der Blase (*hbl*) zu einem Bündel, dem Genitalstrang, zusammen; sie werden von den um diese Zeit schon ansehnlich gewordenen Nabelarterien, die von der Aorta

an beiden Seiten der Blase nach oben zum Nabel ziehen, umfaßt und gleichsam zu einem Paket zusammengeschnürt. Auf einem Durchschnitt durch den Genitalstrang (Fig. 512) finden wir etwas mehr nach vorn und zugleich am weitesten auseinander gelegen die Urnierengänge (*ug*) und etwas hinter ihnen und in der Medianebene ganz dicht zusammengedrängt die Müllerschen Gänge (*mg*).

Bei älteren Embryonen entstehen in der Ausbildung des Urogenitalsystems schon äußerlich wahrnehmbare Verschiedenheiten zwischen beiden Geschlechtern, die von Monat zu Monat deutlicher werden. Sie gehen aus tiefgreifenden Metamorphosen hervor, welche der ganze Apparat in seinen einzelnen Teilen fort unf fort erfährt. Hierbei bilden sich einige ursprünglich sehr ansehnliche Anlagen fast vollständig zurück, andere finden nur im weiblichen, wieder andere nur im männlichen Geschlecht eine Verwendung und gehen im entgegengesetzten Falle zugrunde. Außerdem werden die Befunde, welche uns zum Ausgang der Darstellung gedient haben, dadurch erheblich verändert, daß die Geschlechtsorgane ihre ursprüngliche Lage zu beiden Seiten der Lendenwirbelsäule aufgeben, indem sie weiter nach abwärts in die Beckenhöhle rücken.

Ich beschreibe zuerst die Veränderungen beim männlichen, dann beim weiblichen Geschlecht.

A. Die Umwandlung im männlichen Geschlecht. (Descensus testiculorum.)

Während der Hoden (Fig. 505 u. 506) durch Aufknäuelung der Samenkanälchen zu einem ansehnlichen Organ (*h*) wird, bleibt die Urniere (*nh*+*pa*) in ihrem Wachstum mehr und mehr zurück und bildet sich dabei in ihrem vorderen und in ihrem hinteren Abschnitt in verschiedener Weise um. Der vordere oder Geschlechtsteil der Urniere (*nh*), der sich in der schon früher beschriebenen Weise durch einzelne Kanälchen mit den Samenröhrchen in Verbindung gesetzt und dadurch das Rete testis und die Tubuli recti geliefert hat, wandelt sich zu dem Nebenhoden oder der Epididymis um. Er zeigt in der 10. bis 12. Woche 10—20 kurze, quer verlaufende Kanälchen, welche jetzt als Vasa efferentia testis zu bezeichnen sind. Die einzelnen Kanälchen vereinigen sich in dem gleichfalls noch gerade verlaufenden Urnierengang (Fig. 506), der jetzt zum Samenleiter (*sl*) (Vas deferens) wird. Im 4.—5. Monat beginnen sie in die Länge zu wachsen und sich dabei aufzuknäueln; die Vasa efferentia erzeugen auf diese Weise die Coni vasculosi, das Anfangsstück des Samenleiters aber liefert den Schwanz des Nebenhodens.

Nebenbei sei auch erwähnt, daß nahe der Ausmündung des Samenleiters, während er an der hinteren Fläche der Blase vorbeizieht, im 3. Monat eine kleine Ausstülpung entsteht, welche zu der Samenblase (Fig. 506 *sbl*) wird.

Der hintere Abschnitt der Urniere (*pa*) bildet sich bis auf ganz unbedeutende Reste zurück. Bei älteren Embryonen findet man noch zwischen Samenleiter und Hoden eine Zeitlang kleine, gewundene, meist beiderseits blind endende Kanälchen, zwischen welchen auch verödete Malpighische Körperchen vorkommen. Das ganze bildet einen kleinen, gelblich gefärbten Körper. Beim Erwachsenen sind diese Reste noch mehr verkümmert; sie liefern einerseits die Vasa aberrantia des Nebenhodens, andererseits das von Giraldès

entdeckte Organ, die Paradidymis. Diese besteht, wie HENLE beschreibt, aus einer kleinen Anzahl platter, weißer, den Blutgefäßen des Samenstranges anliegender Körper, deren jeder ein Knäuel eines an beiden Enden blinden Röhrchens ist; jedes Röhrchen wird von einem fetthaltigen Epithel ausgekleidet und ist an seinen blinden Enden zu unregelmäßig gelappten Bläschen ausgeweitet.

Die MÜLLERschen Gänge (Fig. 506 *mg*) gewinnen im männlichen Geschlecht keine Funktion und gehen daher als bedeutungslose Gebilde zugrunde, und zwar verschwinden sie in ihrem mittleren Abschnitte meist spurlos, nachdem sie während des embryonalen Lebens eine Zeitlang als Epithelstränge nachweisbar gewesen sind; GASSER beobachtete sogar noch bei einem neugeborenen Knaben einen rudimentären Kanal in größerer Ausdehnung neben dem Samenleiter. Von den beiden Endabschnitten dagegen erhalten sich auch beim erwachsenen Menschen einige Rudimente, die in der deskriptiven Anatomie als Uterus masculinus (*um*) und ungestielte Hydatide des Nebenhodens (*hy*) beschrieben werden.

Fig. 505.

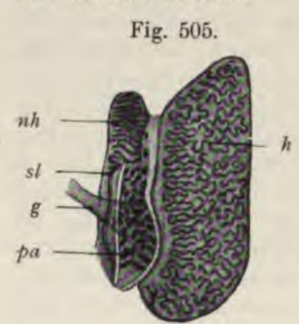


Fig. 506.

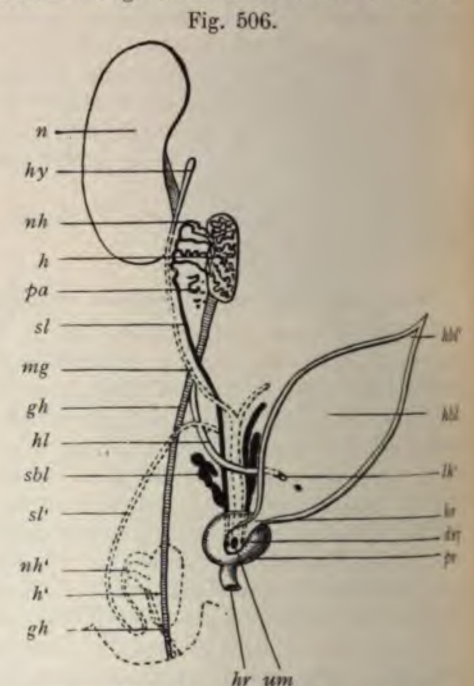


Fig. 505. **Die inneren Geschlechtsteile eines männlichen menschlichen Embryos von 9 cm Länge.** Nach WALDEYER. Vergr. 8fach. *h* Hoden; *nh* Nebenhoden (Epididymis, Geschlechtsteil der Urniere); *pa* Paradidymis (Rest der Urniere); *sl* Samenleiter (Urnierengang); *g* gefäßführendes Bindegewebsbündel.

Fig. 506. **Schema zur Entwicklung der männlichen Geschlechtsorgane eines Säugetieres aus der indifferenten Anlage des Urogenitalsystems, welche in Fig. 503 schematisch dargestellt ist.** Die bestehen bleibenden Teile der ursprünglichen Anlage sind durch schwarze Linien, die sich rückbildenden Teile durch Punkte angegeben. Die Lage, welche später nach vollzogenem Descensus die männlichen Geschlechtsteile einnehmen, ist mit punktierten Linien angedeutet. *n* Niere; *h* Hoden; *nh* Nebenhoden; *pa* Paradidymis; *hy* Hydatide des Nebenhodens; *sl* Samenleiter; *mg* rückgebildete MÜLLERsche Gänge; *um* Uterus masculinus, Rest der MÜLLERschen Gänge; *gh* HUNTERsches Leitband; *hl* Harnleiter; *hl'* Einmündung desselben in die Blase; *sbl* Samenblasen; *hbl* Harnblase; *hbl'* oberer Zipfel der Harnblase, der in das Ligamentum vesico-umbilicale medium (Urachus) übergeht; *hr* Harnröhre; *pr* Prostata; *dej* Ausmündung der Ductus ejaculatorii. Die Buchstaben *nh'*, *h'*, *sl'* bezeichnen die Lage der einzelnen Organe nach erfolgtem Descensus.

Zum Uterus masculinus (*um*) wandeln sich die hinteren Endstücke der beiden MÜLLERschen Gänge um, die, in den Genitalstrang

eingeschlossen, dicht nebeneinander liegen. Durch Schwund der sie trennenden Scheidewand vereinigen sie sich zu einem unpaaren, kleinen Schlauch, welcher zwischen der Ausmündung der beiden Samenleiter in der Prostata gelegen ist und daher auch noch den Namen des Sinus prostaticus führt. Beim Menschen außerordentlich unscheinbar, gewinnt der Uterus masculinus bei manchen Säugetieren, bei Carnivoren und Wiederkäuern (WEBER), eine bedeutende Größe und sondert sich in ähnlicher Weise, wie beim Weibe, in einen Scheiden- und einen Gebärmutterteil. Beim Menschen entspricht er hauptsächlich der Scheide (TOURNEUX).

Die ungestielte Hydatide (*hy*) entwickelt sich aus dem anderen Ende des MÜLLERschen Ganges; sie ist ein kleines Bläschen, das dem Nebenhoden ansitzt, im Innern von flimmerndem Zylinderepithel ausgekleidet wird und sich in einen kleinen, gleichfalls flimmernden Kanal fortsetzt. An einer Stelle besitzt sie eine trichterförmige Öffnung, welche von WALDEYER mit einem Tubenpavillon en miniature verglichen worden ist.

Um das Bild der Entwicklung der Geschlechtsorgane zu vervollständigen, ist jetzt noch der erheblichen Lageveränderungen zu gedenken, welche der Hoden nebst den ihm angefügten Rudimenten eingeht. Von alters her faßt man dieselben unter dem Namen des Descensus testiculorum zusammen.

Ursprünglich liegen die Hoden (Fig. 506 *h* u. 504 *kd*), wie schon oben gesagt, neben der Lendenwirbelsäule in der Bauchhöhle. Im 3. Monat finden wir sie schon im großen Becken, im 5. und 6. Monat an der Innenseite der vorderen Bauchwand, dicht am Leistenring (Fig. 507). Infolge dieser Lageveränderungen haben auch die ernährenden Gefäße, die erst quer verliefen, ihre Richtung verändert und steigen nun, da ihr ursprünglicher Ansatz an der Bauchaorta und an der unteren Hohlvene derselbe bleibt, in schräger Richtung von unten nach oben empor. Wie erklärt sich dieser Ortswechsel?

Ich erwähnte bereits das Leistenband oder das Gubernaculum Hunteri (Fig. 506 u. 507 *gh*), welches die Urniere oder, wenn diese geschwunden ist, den Hoden mit der Leistengegend in Verbindung setzt. Das Band ist mittlerweile zu einem kräftigen Bindegewebsstrang geworden, in welchem auch glatte Muskelzellen liegen. Mit seinem oberen Ende sitzt es am Kopf des Nebenhodens (*nh*) an, mit seinem unteren Ende durchbohrt es die Bauchwand, um sich in der Lederhaut der Leistengegend zu befestigen. Offenbar spielt nun dieses Band eine Rolle bei der Lageveränderung der Geschlechtsorgane. Früher glaubte man, daß es auf den Hoden einen Zug ausübe, wobei man auf die in ihm enthaltenen, glatten Muskelfasern hinwies oder eine Verkürzung des Bindegewebsstranges durch allmähliche Schrumpfung annahm. Auf diese Weise aber kann der sehr bedeutende Ortswechsel unmöglich zustande gekommen sein. Mit Recht sucht man daher die Wirksamkeit des Bandes in einer anderen Weise, ohne Annahme einer aktiven Verkürzung oder eines durch Muskelkraft ausgeübten Zuges, zu erklären. Es handelt sich hierbei einfach um ungleiche Wachstumsvorgänge. Wenn von mehreren in einer und derselben Körperregion ursprünglich nebeneinander gelegenen Organen einige in späteren Monaten des embryonalen Lebens weniger an Größe zunehmen, andere dagegen außerordentlich in die Länge wachsen, so wird die natürliche Folge davon sein, daß die rascher wachsenden sich an den langsamer wachsenden Teilen

vorbeischieben. Wenn nun in unserem Falle die in der Lenden- und Beckengegend gelegenen Skeletteile mit ihrer Muskulatur sich strecken, während das HUNTERsche Leitband nicht mitwächst und daher klein bleibt, so muß es, da sein eines Ende in der Haut der Leistengegend, das andere an dem Hoden festgeheftet ist, den Hoden als den verschiebbaren Teil notwendigerweise nach unten herabziehen; es zieht ihn zuerst allmählich in die Beckenhöhle und schließlich, wenn die anderen Teile noch größer geworden sind, wenn dabei auch die Bauchwand um ein Vielfaches dicker geworden ist, in die Nähe des inneren Leistenringes (Fig. 507).

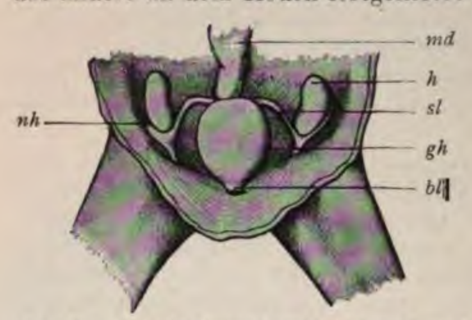


Fig. 507. **Menschlicher Embryo aus dem 5. Monat.** Natürl. Größe. Nach BRAMANN. *md* Mastdarm; *h* Hoden; *nh* Nebenhoden; *sl* Samenleiter; *gh* HUNTERsches Leitband (Gubernaculum Hunteri) mit Processus vaginalis peritonei; *bl* Blase mit Lig. vesico-umbilicale medium.

Noch bedeutender wird der Ortswechsel des Hodens infolge eines zweiten Vorganges, welcher schon im 3. Monat beginnt. Es bildet sich nämlich an der Stelle, wo das HUNTERsche Band die Bauchwand durchsetzt, eine Ausstülpung des Bauchfelles, der Scheidenfortsatz oder Processus vaginalis peritonei (Fig. 508 A). Dieser durchbohrt allmählich die Bauchwand und dringt in eine Hautfalte hinein, welche sich in der Schamgegend entwickelt, wie in einem späteren Abschnitte gezeigt werden wird (siehe Fig. 518 *gw*). Die Öffnung der bruchsackartigen Ausstülpung, welche in die Leibeshöhle führt, nennt man den inneren Leistenring (Fig. 508 *lr*), den die Bauchmuskulatur durchbohrenden Abschnitt den Leistenkanal und das in der Hautfalte sich ausweitende, blinde Ende die Höhle des Hodensacks.



Fig. 508. **Zwei Schemata zur Veranschaulichung des Descensus und der Bildung der Hüllen des Hodens.** A der Hoden liegt in der Nähe des inneren Leistenringes; B der Hoden ist in den Hodensack eingetreten. 1 Bauchhaut; 1' Scrotum mit Tunica dartos; 2 oberflächliche Bauchfascie; 2' COOPERsche Fascie; 3 Muskelschicht und Fascia transversa abdominis; 3' Tunica vaginalis communis mit Cremaster; 4 Bauchfell; 4' parietales Blatt der Tunica vaginalis propria. 4'' Bauchfellüberzug des Hodens oder viszerales Blatt der Tunica vaginalis propria. *lr* Leistenring; *h* Hoden; *sl* Samenleiter.

Bei seiner Wanderung senkt sich der Hoden (Fig. 508 B) auch noch in diese Bauchfelltasche hinein, wobei es dahingestellt sein mag, ob das HUNTERsche Band hierauf einen Einfluß ausübt oder nicht. Im 8. Monat erfolgt gewöhnlich der Eintritt in den Leistenkanal, im

9. Monat in den Hodensack, so daß am Ende des embryonalen Lebens der Descensus in der Regel vollendet ist. Es schließt sich dann der Leistenkanal durch Verwachsung seiner Wandungen; dadurch kommt der Hoden in einen von der Bauchhöhle abgeschnürten, allseitig geschlossenen Beutel zu liegen.

Durch die eben gegebene Entwicklungsskizze werden auch die verschiedenen Hüllbildungen des Hodens verständlich. Da die Höhle, welche ihn birgt, nichts anderes ist als ein abgetrennter Teil der Leibeshöhle, so versteht es sich von selbst, daß sie vom Bauchfell ausgekleidet wird (Fig. 508 4'). Die dem Bauchfell entsprechende Membran heißt hier Tunica vaginalis propria; an ihr haben wir, wie an allen serösen Häuten, ein die Wand des Säckchens bedeckendes, parietales Blatt (4') und ein den Hoden überziehendes, viszerales Blatt (4'') zu unterscheiden. Nach außen davon folgt die gemeinsame Scheidenhaut, die Tunica vaginalis communis (3'); sie ist die ausgestülpte und dabei außerordentlich verdünnte Muskel- und Fascienschicht (3) der Bauchwand. Sie enthält infolgedessen auch einzelne Muskelfasern mit eingeschlossen, die von dem Musculus obliquus abdominis internus abstammen und den Aufhängemuskel des Hodens oder den Cremaster bilden.

Zum Vergleich der Hüllen des Hodens und der einzelnen Schichten der Bauchwand diene die folgende tabellarische Übersicht.

Hüllen des Hodens.	Bauchwand.
Scrotum mit Tunica dartos.	Bauchhaut.
COOPERsche Fascie.	Oberflächliche Bauchfascie.
Tunica vaginalis communis mit M. cremaster.	Fascia transversa und Muskelschicht.
Tunica vaginalis propria (parietales und viszerales Blatt).	Bauchfell.

In dem Descensus testiculorum, der sich normalerweise beim Menschen bis zum Ende des embryonalen Lebens vollzogen haben soll, können unter Umständen Störungen eintreten und eine abnorme Lagerung des Hodens hervorrufen, welche unter dem Namen des Kryptorchismus bekannt ist. Der Descensus bleibt ein unvollständiger. Dann finden sich bei neugeborenen Kindern die Hoden entweder in der Leibeshöhle gelagert, oder sie stecken noch in der Bauchwand, im Leistenkanal. Infolgedessen fühlt sich der Hodensack klein, welk und schlaff an.

Man bezeichnet derartige Anomalien als Hemmungsmißbildungen, da sie ihre Erklärung darin finden, daß Entwicklungsvorgänge nicht zu ihrem regelrechten Abschluß gelangt sind.

B. Die Umwandlung im weiblichen Geschlecht. (Descensus ovariorum.)

Die Umbildung der primitiven embryonalen Anlage beim weiblichen Geschlecht ist in vielen Beziehungen eine entgegengesetzte wie beim Manne, insofern Teile, die hier Verwendung finden, dort rudimentär werden, und umgekehrt (vgl. Schema 503, 506 u. 509 untereinander!). Während beim Manne der Urnierengang zum Samenleiter wird, übernimmt beim Weibe der MÜLLERsche Gang (Fig. 509 *t*, *ut*, *sch*) die Funktion, die Eier nach außen zu führen; der Urnierengang (*ug*) aber und die Urniere (*ep*, *pa*) verkümmern.

Der Urnierengang ist bei älteren menschlichen Embryonen weiblichen Geschlechts noch als ein unscheinbares Gebilde im breiten

Mutterbande und zur Seite der Gebärmutter nachzuweisen; beim Erwachsenen ist er in der Regel ganz geschwunden, bis auf den Endabschnitt, der als außerordentlich enges Kanälchen am Hals der Gebärmutter in ihre Substanz eingeschlossen und nur noch auf Querschnitten nachweisbar ist (BEIGEL, DOHRN) Bei manchen Säugetieren, wie den Wiederkäuern und Schweinen, bleiben die Urnierengänge auch später noch in verkümmertem Zustande bestehen und sind hier unter dem Namen der GARTNERschen Kanäle bekannt.

An der verkümmerten Urniere ist, wie beim Manne, ein vorderer und ein hinterer Abschnitt zu unterscheiden (WALDEYER).

Fig. 509. Fig. 510.

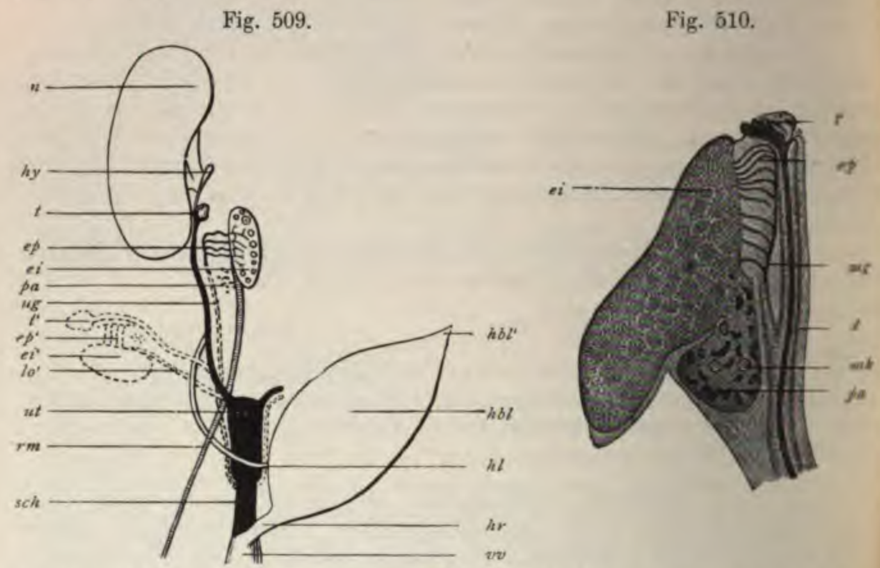


Fig. 509. **Schema zur Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane eines Säugetieres aus der indifferenten Anlage des Urogenitalsystems,** welches in Fig. 503 schematisch dargestellt ist. Die bestehen bleibenden Teile der ursprünglichen Anlage sind durch schwarze Linien, die sich rückbildenden Teile durch Punkte angegeben. Die Lage, welche später nach vollendetem Descensus die weiblichen Geschlechtsteile einnehmen, ist mit punktierten Linien angedeutet. *n* Niere; *ei* Eierstock; *ep* Epoophoron; *pa* Paroophoron; *hy* Hydatide; *t* Tube (Eileiter); *ug* Urnierengang; *ut* Uterus; *sch* Scheide; *hl* Harnleiter; *hbl* Harnblase; *hbl'* oberer Zipfel derselben, der in das Ligamentum vesico-umbilicale medium übergeht; *hr* Harnröhre; *vv* Scheidenvorhof; *rm* rundes Mutterband (Leistenband) der Urniere; *lo* Ligamentum ovarii. Die Buchstaben *t'*, *ep'*, *ei'*, *lo'* bezeichnen die Lage der Organe nach erfolgtem Descensus.

Fig. 510. **Innere Geschlechtsteile eines weiblichen menschlichen Embryos von 9 mm Länge.** 10 mal vergrößert. Nach WALDEYER. *ei* Eierstock; *t* MÜLLERscher Gang oder Eileiter (Tube); *t'* Ostium abdominale tubae; *ep* Epoophoron (= Nebenhoden des Mannes; Geschlechtsteil der Urniere); *ug* Urnierengang (Samenleiter des Mannes); *pa* Paroophoron (Paradidymis des Mannes; Rudiment der Urniere); *mk* MALPIGHIsches Körperchen.

Der vordere Abschnitt (Fig. 509 *ep*, 510 *ep*) oder der Geschlechtsteil der Urniere, der beim Manne zum Nebenhoden wird, erhält sich auch beim Weibe als ein Organ ohne Funktion und wird hier zu dem Nebeneierstock (*ep*), der die erste genaue Beschreibung von KOBELT erfahren hat (Parovarium oder Epoophoron WALDEYERS). Er liegt im breiten Mutterbande (Fig. 510), zwischen Eierstock (*ei*)

und dem MÜLLERschen Gange (*t*) und besteht aus einem Längskanal (*ug*), dem Rest von oberem Ende des Urnierenganges, und aus 10—15 quer verlaufenden Kanälchen (*ep*). Diese sind anfangs gerade gestreckt und knäueln sich später (Fig. 511 *ep*) in ähnlicher Weise wie die Kanäle beim Manne, welche sich zu Coni vasculosi umgestalten. Sie zeigen beim Neugeborenen noch eine Höhlung (NAGEL). Der Vergleich zwischen Nebeneierstock und Nebenhoden läßt sich noch weiter durchführen. Wie aus dem Nebenhoden beim Manne Kanälchen in die Hodensubstanz gewuchert sind, die sich in das Rete testis und die Tubuli recti sondern, so finden sich auch im weiblichen Geschlecht Kanäle, die vom Parovarium ausgehen, in die Marksubstanz des Eierstocks selbst eintreten und hier die früher beschriebenen, bei manchen Säugetieren stark entwickelten Markstränge bilden (s. S. 502).

Der hintere Abschnitt der Urniere, der beim Manne (Fig. 505 und 506 *pa*) die Paradidymis und die Vasa aberrantia liefert, verkümmert beim Weibe (Fig. 509 *pa*) in ganz ähnlicher Weise zum Paroophoron und ist beim menschlichen Embryo längere Zeit noch als ein gelblicher Körper (Fig. 510 *pa*) zu erkennen; er ist medianwärts vom

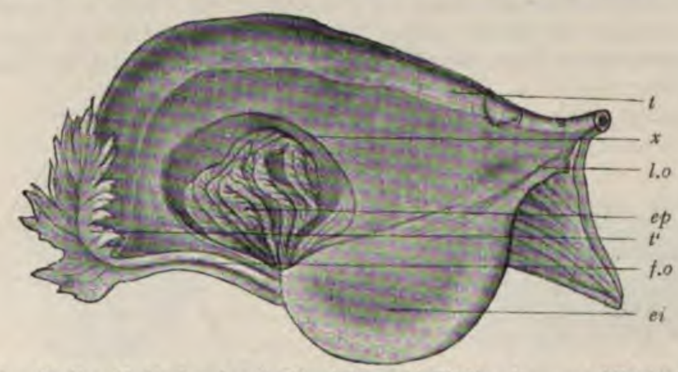


Fig. 511. **Breites Mutterband mit Eierstock und Eileiter im ausgebildeten Zustand, von hinten gesehen.** *ei* Eierstock; *t* Eileiter; *t'* Ostium abdominale tubae mit Fimbrien; *f.o* Fimbria ovarii; *l.o* Ligamentum ovarii; *x* ein Stück des Bauchfellüberzuges ist wegpräpariert, um das Epoophoron *ep* (Nebeneierstock) zu zeigen.

Nebeneierstock (*ep*) im breiten Mutterbande gelegen und aus kleinen, gewundenen, flimmernden Kanälchen (*pa*) und aus einzelnen, in Rückbildung begriffenen Gefäßknäueln (*mk*) zusammengesetzt. Beim Erwachsenen sind auf ihn einzelne Kanäle und cystenartige Bildungen zurückzuführen, die in den breiten Mutterbändern, oft dicht an der Gebärmutter, aufgefunden werden.

Sehr einschneidende Umbildungen erfahren die beiden MÜLLERschen Gänge (Fig. 503 *mg*), die vom Anfang an im Rande der Bauchfellfalte liegen, welche zur Aufnahme des Eierstocks dient und dann später zu den breiten Mutterbändern wird. Schon früher wurde von ihnen erwähnt, daß sie beim Eintritt in das kleine Becken sich der Medianebene nähern und zum Genitalstrang vereinigen. Wir können daher an ihnen zwei verschiedene Abschnitte unterscheiden, den im Genitalstrang eingeschlossenen und den im Rande der breiten Mutterbänder gelegenen. Der letztere wird zum Eileiter mit dem Tubentrichter (der Tuba Fallopiae) (Fig. 509 *t*, 510, 511 *t*, *t'*) Hierbei scheint das vordere Ende des MÜLLERschen Ganges, das beim Embryo weit nach vorn reicht

und hier in das Zwerchfellsband der Urniere eingeschlossen ist, rückgebildet zu werden, während die bleibende Öffnung (Fig. 509 *t* u. 510 *t'*) wahrscheinlich ganz neu entsteht. Auf den vorderen, rückgebildeten Teil ist vielleicht — es handelt sich hier um noch nicht ganz klargelegte Verhältnisse — die MORGAGNIsche Hydatide zurückzuführen (Fig. 509 *hy*). Sie ist ein kleines Bläschen, das durch einen längeren oder kürzeren Stiel mit einer Franse vom Trichter des Eileiters verbunden ist.

Aus dem im Genitalstrang eingeschlossenen Teile der MÜLLERschen Gänge (Fig. 503 *mg*) bilden sich, wie THIERSCH und KÖLLIKER für Säugetiere und später DOHRN, TOURNEUX, LEGAY für den Menschen gezeigt haben, die Gebärmutter und die Scheide (Fig. 509 *ut* und *sch*), und zwar durch einen Verschmelzungsprozeß, der beim Menschen im 2. Monat beginnt und gegen Ende des 3. vollendet wird. Wenn die MÜLLERschen Gänge (Fig. 512 *mg*) dicht zusammengerückt sind, verdünnt sich zwischen ihnen die Scheidewand und reißt zuerst in der Mitte des Genitalstranges ein. So entwickelt sich aus ihnen durch Weitergreifen des Prozesses ein einfacher Schlauch (der Sinus genitalis), welcher auch im männlichen Geschlecht als rudimentäres Organ angelegt wird und der bereits erwähnte Sinus prostaticus oder Uterus masculinus ist (Fig. 506 *um*) Beim Weibe sind am Sinus genitalis sehr frühzeitig



Fig. 512. **Querschnitt durch den Genitalstrang.** Nach TOURNEUX und LEGAY. Der Querschnitt zeigt die Verschmelzung der MÜLLERschen Gänge *mg*; *ug* Urnierengänge.
Fig. 513. **Die Beckenorgane eines weiblichen menschlichen Embryos von 4 cm in situ. Ansicht von oben.** Nach NAGEL. *1* Urachus mit den beiden Art. umbilicales; *2* Ligamentum teres uteri (Gubernaculum Hunteri); *3* Ovarium; *4* Tuba Fallopii.

ein proximaler, größerer und ein distaler, kleinerer Abshnitt zu unterscheiden, wie von NAGEL nachgewiesen worden ist. Der erste zeigt auf dem Querschnitt eine querovale Höhlung und wird von einem Epithel aus hohen, schmalen Zylinderzellen ausgekleidet. Der distale Abschnitt ist solid und wird von großen, protoplasmareichen Epithelzellen ganz ausgefüllt. Der eine wird zur Gebärmutter, der andere zur Scheide. Im 6. Monat beginnen sich Gebärmutter und Scheide schärfer voneinander zu sondern. Der obere, die Eileiter aufnehmende Abschnitt erhält sehr dicke und muskulöse Wandungen und eine enge Höhlung und grenzt sich nach abwärts durch einen einspringenden, ringförmigen Wulst, der zur Vaginalportion wird, gegen den unteren Abschnitt, die Scheide ab, die dünnere, dicht aneinanderliegende Wandungen besitzt und noch in den Kinderjahren mit Epithelien angefüllt ist (NAGEL).

Die Drüsen im Corpus uteri entstehen gegen Ende des fötalen Lebens oder erst nach der Geburt, dagegen im Cervix bereits in den letzten Monaten der Schwangerschaft.

Gleich dem Hoden haben auch die Eierstöcke einen nicht unbeträchtlichen Ortswechsel durchzumachen: den Descensus ovariorum (Fig. 509 *ei'*, *t'*), welcher dem Descensus testiculorum entspricht. Zur Zeit, wo die Urniere zu schwinden beginnt, rücken die Eierstöcke schon im 3. Monat des embryonalen Lebens von der Gegend der Lendenwirbelsäule in das große Becken hinab, wo man sie median vom Musculus psoas findet. NAGEL gibt von ihnen an, daß sie bei Embryonen von 6—22 cm Rumpflänge mit einem Teile ihres Umfanges hinter dem Fundus uteri liegen. Während der ganzen Embryonalzeit, besonders aber zu Anfang, unmittelbar nach ihrem Herabtreten in das große Becken, sind sie verhältnismäßig weit größer als später (Fig. 513) und füllen den größten Teil des Beckens aus. Noch beim Neugeborenen liegen sie auf dem Rande des Beckeneinganges. Wahrscheinlich wirkt auch auf diese Lageveränderung das schon oben beschriebene, dem weiblichen Geschlecht gleichfalls nicht fehlende Leistenband der Urniere ein (Fig. 509 *rm*). Das Band sondert sich, wie kürzlich WIEGER gezeigt hat, in drei verschiedene Abschnitte dadurch, daß es eine feste Verbindung mit den MÜLLERschen Gängen an der Stelle gewinnt, wo sie sich zum Geschlechtsstrang aneinanderlegen. Sein oberster Abschnitt wird zu einem Zug glatter Muskelfasern, der, vom Parovarium ausgehend, im Hilus des Eierstocks eingebettet ist; er setzt sich in den zweiten Abschnitt oder das Ligamentum ovarii (*lo'*) und dieses in das runde Mutterband (Ligamentum teres uteri) (*rm*) fort. Letzteres, aus dem dritten, am mächtigsten entwickelten Abschnitte des Leistenbandes hervorgegangen, reicht vom oberen Ende des Genitalstranges bis zur Leistengegend. Hier findet sich, wie im männlichen Geschlecht, gewöhnlich eine kleine Ausstülpung des Bauchfelles, der Processus vaginalis peritonei, welcher sich zuweilen noch als Diverticulum Nuckii beim Erwachsenen erhält und dann Ursache für die Bildung von Leistenbrüchen auch im weiblichen Geschlecht werden kann. An dieser Stelle tritt das runde Mutterband durch die Bauchwand hindurch und endet in der äußeren Haut der großen Schamlippe.

In seinen letzten Stadien vollzieht sich der Descensus beim Weibe in einer anderen Weise als beim männlichen Geschlecht. Denn anstatt wie die Hoden nach der Leistengegend vorzurücken, senken sich vielmehr die Eierstöcke, wenn die Entwicklung eine normale ist, im 9. Monat in das kleine Becken hinein. Hier sind sie zwischen Blase und Mastdarm in das breite Mutterband eingeschlossen, welches sich aus jenen Bauchfellfalten entwickelt, in die ursprünglich Urniere, Eierstöcke und MÜLLERsche Gänge eingebettet sind.

Auf dieses letzte Stadium des Descensus beim Weibe kann natürlich nicht das runde Mutterband von Einfluß sein, da es nur einen Zug nach der Leistengegend hin, wo sein Ansatzpunkt ist, ausüben kann. Das Herabsteigen in das kleine Becken scheint vielmehr dadurch, daß der untere Abschnitt der MÜLLERschen Gänge sich zur Gebärmutter umwandelt, bedingt zu sein. Sind doch die Eierstöcke auch mit der Gebärmutter durch einen derben Bindegewebsstrang, das Ligamentum ovarii, verbunden.

In seltenen Ausnahmefällen können im weiblichen Geschlecht die Eierstöcke fortfahren, ihre Lage in einer dem Manne entsprechenden Weise zu verändern. Sie wandern dann nach der Leistengegend hin bis zum Eingang in den Scheidenfortsatz (Diverticulum Nuckii). Zuweilen machen sie hier in ihrer Vorwärtsbewegung Stillstand; ab und

zu aber treten sie noch weiter in die Bauchwand durch den Leistenkanal ein; ja, sie können, wie in mehreren Fällen beobachtet worden ist, ganz durch die Bauchwand hindurchdringen und sich schließlich in die großen Schamlippen einbetten. Diese gewinnen dann eine sehr große Ähnlichkeit mit dem Hodensack des Mannes.

i) Die Entwicklung der äußeren Geschlechtsteile.

Das Kapitel, welches über Harn- und Geschlechtsorgane handelt, ist wohl der geeignetste Ort, um gleich auf die Entwicklung der äußeren Geschlechtsteile mit einzugehen, obwohl sie nicht aus dem mittleren, sondern teils aus dem äußeren, teils aus dem inneren Keimblatt ihren Ursprung nehmen. Um eine erschöpfende Darstellung von ihnen zu geben, müssen wir auf ziemlich frühe Entwicklungsstufen zurückgreifen, nämlich auf die Zeit, wo sich beim Embryo die Wolffschen und die Müllerschen Gänge anlegen. In dem vordersten Bereiche des Embryo zuerst entstanden, wachsen die Gänge nach hinten und münden schließlich in der Nähe der Aftermembran und der Allantois in die Kloake ein, welche zu dieser Zeit noch durch die schon früher (S. 404) besprochene Aftermembran gegen die Außenwelt abgeschlossen ist (Fig. 514).

Unter Kloake verstehen wir den hinter der Aftermembran oder, wie wir sie mit Retterer nennen können, der Kloakenmembran gelegenen, einheitlichen Raum, in welchen Enddarm, Schwanzdarm und Harnsack zusammen einmünden.

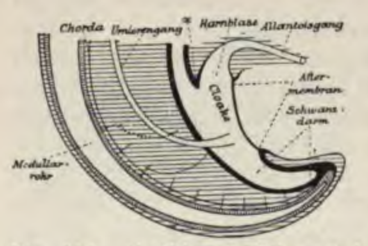


Fig. 514. **Profilkonstruktion nach einem Plattenmodell eines menschlichen Embryos von 4 mm Länge.** Nach Keibel. *** zeigt die kaudale Grenze des Cöloms; --- zeigt die kaudale Grenze der unteren Extremitäten an.

Wenn nach einiger Zeit die Membran, welche auf ihrer äußeren Fläche eine Grube (Aftergrube) zeigt, einreißt, entsteht unter der Wurzel des Schwanzes eine Öffnung, welche sich als solche bei niederen Wirbeltieren, wie bei den Amphibien, Reptilien und Vögeln, dauernd erhält. Durch sie werden dann die verschiedenartigsten Abscheidungsprodukte des Körpers nach außen entleert: aus dem Enddarm die Fäkalmassen, aus den Nieren der Harn, und aus den Geschlechtsdrüsen die männlichen und die weiblichen Geschlechtsprodukte. Auch bei den niederen Säugetieren, den Monotremen, bleibt die Kloakenöffnung während des ganzen Lebens erhalten; bei den übrigen Säugetieren findet sie sich nur am Anfange der Entwicklung; dann schwindet das „Monotremenstadium", indem die Kloake in gleich näher zu beschreibender Weise in zwei hintereinander gelegene Räume mit gesonderten Öffnungen zerlegt wird.

Die Zerlegung der Kloake in einen dorsalen und einen ventralen Raum geht während der Entwicklung allmählich vor sich und wird dadurch herbeigeführt, daß die Substanzbrücke, welche den Harnsack und das Darmrohr bei ihrer Einmündung in die Kloake gegeneinander abgrenzt, tiefer nach abwärts wächst. Auch sind bei der Zerlegung noch zwei Längsfalten (Keibel) beteiligt, welche im Anschluß an die eben erwähnte Substanzbrücke an der linken und rechten Seitenwand der Kloake von oben nach unten herablaufen und, indem sie immer weiter

nach innen vorwachsen und einspringen, die frontale Scheidewand vervollständigen helfen (Fig. 515). Der sich so aus der Kloake immer mehr absondernde, vordere Raum wird zur Vergrößerung des Harnkanals, der hintere Raum zur Vergrößerung des Mastdarmes verwandt. Beide Abschnitte unterscheiden sich übrigens, worauf KEIBEL aufmerksam macht, schon vor ihrer Trennung durch die verschiedenartige Beschaffenheit ihres Epithels. Das Epithel ist im ventralen Abschnitte niedrig, im dorsalen dagegen hoch.

Der so eingeleitete Trennungsprozeß hat auch noch wichtige Veränderungen in den Einmündungen der Urnierengänge zur Folge. Da diese sich von Anfang an in der Nähe des Harnsackes in dem ventralen Abschnitte der Kloake finden, so müssen sie später mit dem Vorrücken der Scheidewandbildung bald in den durch Zuwachs aus der Kloake entstandenen, untersten Abschnitt des Harnsackes mit aufgenommen werden.

Noch eine zweite wichtige Lageveränderung spielt sich bald darauf an den Urnierengängen ab. Wie schon auf S. 482 beschrieben wurde, wächst aus ihrem Endstück dicht an der Einmündung in die Allantois

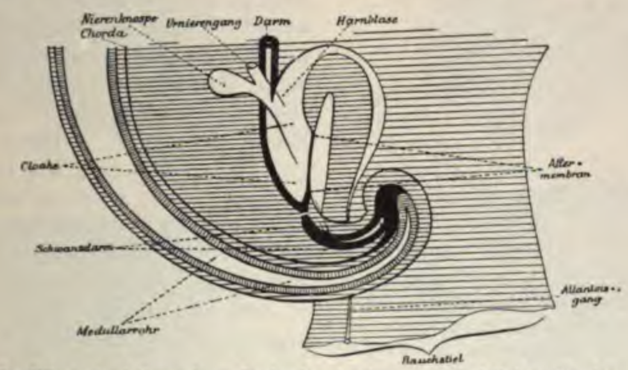


Fig. 515. **Profilkonstruktion einer Serie durch einen menschlichen Embryo von 8 mm St.-N.-L.** Nach KEIBEL.

der Harnleiter (Nierenknospe) hervor. Vorübergehend münden daher beide Kanäle mit einem kurzen, gemeinsamen Endstück in den Harnsack ein. Dann erhalten sie getrennte Einmündungen an der Blasenwand, indem das ihnen gemeinsame Endstück dadurch schwindet, daß es beim Wachstum in die Blasenwand mit einbezogen wird. — Weiterhin rücken die beiden so getrennten Einmündungen auf eine weite Entfernung auseinander, was wohl dadurch zu erklären ist, daß durch eigentümliche Wachstumsvorgänge die zwischen ihnen gelegene Wandstrecke sich verhältnismäßig rasch vergrößert (Fig. 516). Auf diese Weise kommen die Harnleiter an der hinteren Wand des Harnsackes viel höher zur Einmündung als die Urnierengänge. Den letzteren entlang sind jetzt auch die MÜLLERschen Gänge bis nach hinten gewachsen und münden zwischen ihnen in die Allantois ein (s. S. 493) Alle vier Kanäle zusammen bilden, in Bindegewebe eingehüllt, den Genitalstrang (S. 506).

Wenn die Umwandlungen so weit gediehen sind, kann man an dem Teile der Allantois, der, in der vorderen Bauchwand gelegen, bis zum Nabel reicht, drei verschiedene Abschnitte deutlich unterscheiden

(Fig. 516): 1. den Sinus urogenitalis (*ug*), 2. die eigentliche Harnblase im engeren Sinne (*4*), 3. den Urachus (*5*).

Als **Sinus urogenitalis** (JOH. MÜLLER) wird der untere, etwas engere Abschnitt bezeichnet, welcher die Urnierengänge und die MÜLLERschen Gänge an einem kleinen Vorsprung, den MIHALKOVICS den MÜLLERschen Hügel genannt hat, aufnimmt. Er hat sich durch das oben beschriebene Vorwachsen einer Scheidewand von dem anfänglich größeren Kloakenraum abgetrennt und mündet jetzt vor dem Enddarm in den Rest der Kloake ein, die sich nach Schwund der Aftermembran nach außen öffnet.

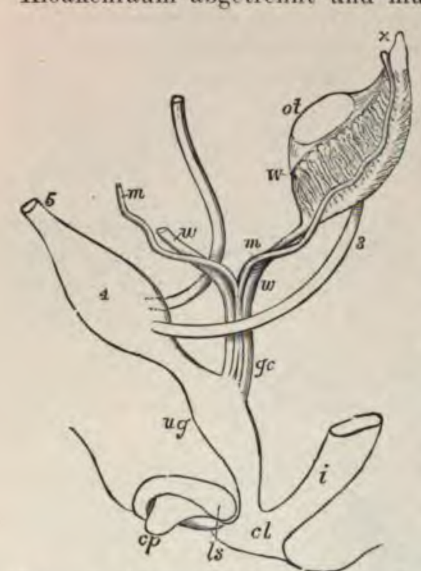


Fig. 516. **Schema der Urogenitalorgane eines Säugetieres aus frühem Stadium.** Nach ALLEN THOMSON, aus BALFOUR. Die Teile sind vorzugsweise im Profil, der MÜLLERsche und der Urnierengang aber von vorn gesehen dargestellt. *3* Ureter; *4* Harnblase; *5* Urachus; *ot* Keimdrüse (Eierstock oder Hoden); *W* linke Urniere; *x* Zwerchfellsband der Urniere; *w* Urnierengang; *m* MÜLLERscher Gang; *gc* Genitalstrang, aus den von gemeinsamer Scheide umschlossenen WOLFFschen und MÜLLERschen Gängen bestehend; *i* Mastdarm; *ug* Urogenitalsinus; *cp* Geschlechtshöcker, der zur Clitoris oder zum Penis wird; *ls* Geschlechtswülste, aus denen entweder die großen Schamlippen oder der Hodensack hervorgehen; *cl* Kloake.

Zur **Harnblase** im engeren Sinne wird der Teil, welcher an seiner hinteren Wand die beiden Harnleiter aufnimmt. Beim Menschen, bei welchem die Allantois anfangs ein enges Rohr darstellt, das vom Nabel noch in den Nabelstrang eine Strecke weit hineinreicht, weitet er sich im zweiten Monat ein wenig aus und stellt einen spindeligen Körper dar, der sich nach oben verjüngt und in eine engere Röhre übergeht. Diese ist der **Urachus**, der sich bis zum Nabel erstreckt; hier setzt er sich in den außerembryonalen Teil des Allantoisrohres fort, welcher frühzeitig beim Menschen rückgebildet wird (siehe S. 363 und 387). Beim Menschen beginnt der Urachus schon gegen das Ende des embryonalen Lebens zu verkümmern; er liefert nebst dem ihn einhüllenden Bindegewebe einen Strang, das **Ligamentum vesico-umbilicale medium**, welches von dem Scheitel der Blase (Fig. 503 *hbl'*) bis zum Nabel führt und im 1. Lebensjahre häufig noch einen Epithelstrang, einen Rest der ursprünglichen Epithelröhre, einschließt.

Die Entwicklung der **äußeren Geschlechtsteile** beginnt sich in der Umgebung der Kloake schon sehr frühzeitig bemerkbar zu machen. Bei menschlichen Embryonen, welche 11—13 mm lang sind (NAGEL), entsteht am vorderen Rande der Kloake, die zu dieser Zeit noch durch die zu einer Rinne vertiefte Kloakenmembran verschlossen ist, durch Wucherung des Bindegewebes ein kleiner, nach außen vorspringender Hügel, der Geschlechtshöcker (Fig. 517 B, *gh*) An seiner unteren Fläche befindet sich eine seichte Rinne (*gr*), die sich nach abwärts bis zur Kloakenmembran erstreckt. Von der Rinne dringt eine Epithelleiste (ektodermale

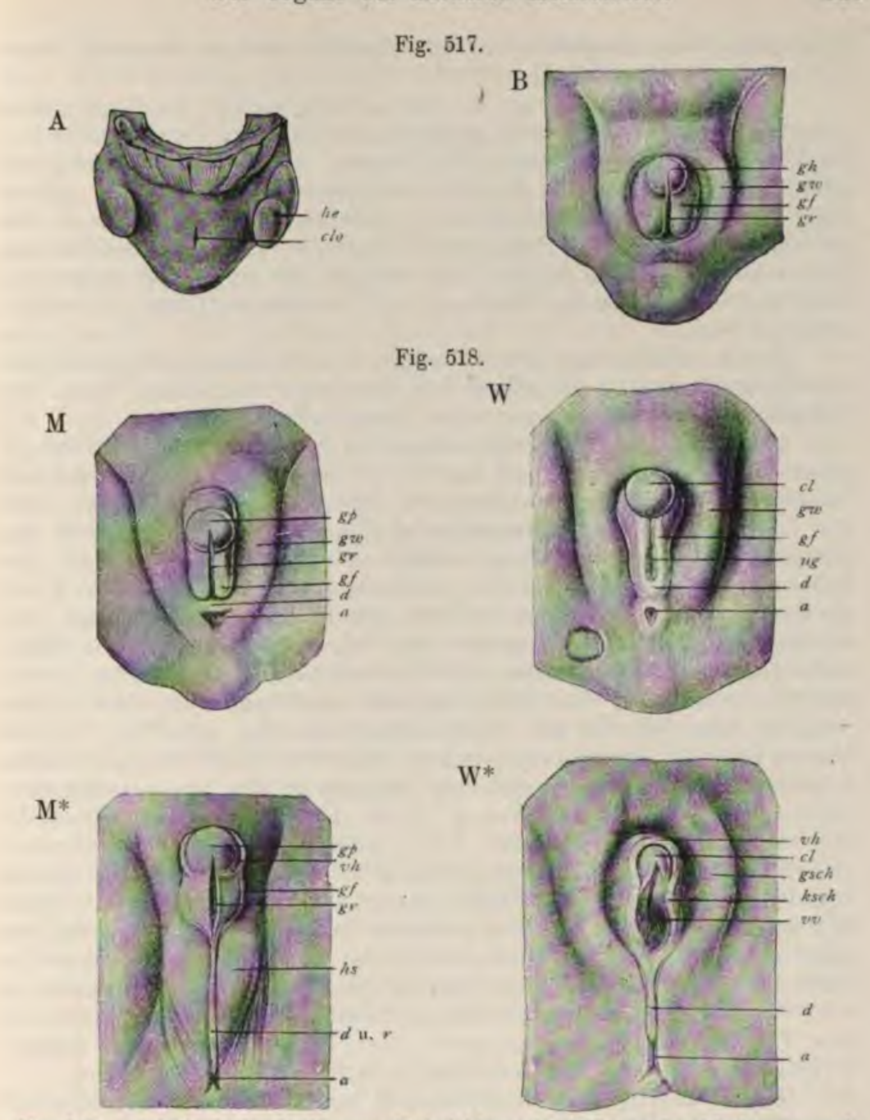


Fig. 517 und 518. **Sechs Stadien zur Entwicklung der äußeren Geschlechtsorgane im männlichen und im weiblichen Geschlecht.** Nach Ecker-Zieglerschen Wachsmodellen. Obwohl in neueren Abhandlungen Abbildungen gegeben sind, welche die fraglichen Verhältnisse genauer darstellen, sind die vorliegenden Figuren doch beibehalten worden, da die Ecker-Zieglerschen Wachsmodelle als Unterrichtsmittel allgemein eingeführt sind und zur Veranschaulichung der Entwicklung der äußeren Geschlechtsorgane dienen, welcher Zweck ja auch durch sie in befriedigender Weise erreicht wird.

Fig. 517 A und B. Zwei Stadien, in denen eine Geschlechtsverschiedenheit noch nicht zu erkennen ist, B von einem 8 Wochen alten Embryo.

Fig. 518. Die beiden Stadien M und M* von 2½ und 3 Monate alten Embryonen zeigen die Umbildung der ursprünglichen Anlage im männlichen Geschlecht. Die Stadien W und W* stellen die Umbildung im weiblichen Geschlecht dar. (2½ und 4¼ Monat.) Für alle Figuren gelten dieselben Bezeichnungen. *he* hintere Gliedmaße; *clo* Kloake; *gh* Geschlechtshöcker; *gf* Geschlechtsfalte; *gr* Geschlechtsrinne; *gw* Geschlechtswülste; *gp* Glans penis (Eichel); *cl* Clitoris; *d* Damm; *a* After; *ug* Eingang zum Sinus urogenitalis oder Vestibulum vaginae; *vv* Vestibulum vaginae (Scheidenvorhof); *vh* Vorhaut; *hs* Hodensack; *d* u. *r* Raphe perinei und scroti; *gsch* große Schamlippen (Labia majora); *ksch* kleine Schamlippen (Labia minora).

Urogenitalplatte) ziemlich tief in den Geschlechtshöcker von seiner Basis bis zu seiner Spitze hinein.

In den nächsten Wochen der Entwicklung springt der Höcker noch mehr nach außen hervor und gestaltet sich dabei zu dem Geschlechtsglied um, welches ursprünglich in beiden Geschlechtern gleich beschaffen ist. Dabei weicht die oben erwähnte Epithelleiste ihrer ganzen Länge nach in zwei Epithellamellen auseinander; infolgedessen wird die ursprünglich seichte Rinne an der unteren Fläche des Geschlechtsgliedes zu einer tiefen Spalte umgewandelt, die links und rechts von scharfen, vorspringenden Rändern der Geschlechtsfalten (*gf*) eingeschlossen wird.

Um die Kloake und den an ihrem vorderen Rande sich erhebenden Geschlechtshöcker ist zu dieser Zeit noch eine ringförmige Falte, der Geschlechtswulst, immer deutlicher erkennbar geworden.

Endlich sind auch Veränderungen zu erwähnen, durch welche die schon früher eingeleitete und auf S. 516 beschriebene Sonderung der Kloake in zwei getrennte Kanäle zu ihrem Abschluß gebracht wird. Die frontale Scheidewand nämlich und die von der Seitenfläche der Kloake vorspringenden Falten wachsen so weit nach abwärts und einander entgegen, daß sie die Kloakenmembran erreichen und sich mit ihr und untereinander verbinden. Die Kloake hat sich somit jetzt vollständig in den ventral gelegenen Sinus urogenitalis und in den Mastdarm getrennt. Beide Kanäle öffnen sich dann bald nach außen, indem die Epithelzellen in der Verschlußplatte auseinander weichen. Man bemerkt daher jetzt in der Geschlechtsgegend (Fig. 518 M u. W) eine hintere Öffnung, den After (*a*), und getrennt von ihr durch eine schmale Scheidewand (*d*) einen gesonderten Eingang in den Sinus urogenitalis (*ug*), welcher sich an der unteren Fläche des Geschlechtsgliedes in die tiefe Geschlechtsrinne fortsetzt. Die ursprünglich schmale Scheidewand zwischen After und Geschlechtsöffnung verdickt sich immer mehr bis zum Ende des embryonalen Lebens, drängt die beiden Öffnungen schließlich weit auseinander und bildet zwischen ihnen den sogenannten Damm (Fig. 518 M* u. W*, *d*). Hierbei rückt der After (*a*) ganz aus dem Bereich des oben erwähnten Geschlechtswalles (Fig. 517 B, *gw*) heraus.

Vom 4. Monat an treten größere Verschiedenheiten in der Entwicklung der äußeren Geschlechtsteile bei männlichen und bei weiblichen Embryonen hervor.

Beim Weibe (Fig. 518 W u. W*) sind im ganzen die Umbildungen der ursprünglich gemeinsamen embryonalen Grundlage nur geringfügiger Art; der Geschlechtshöcker wächst nur noch langsam weiter und wird zum weiblichen Glied, der Clitoris (*cl*). Sein vorderes Ende beginnt sich zu verdicken und von dem übrigen Körper als Eichel abzusetzen. Um dieselbe schlägt sich durch einen Faltungsprozeß der Haut eine Art von Vorhaut (das Praeputium clitoridis) (Fig. 518 W*, *vh*), herum. Die beiden Geschlechtsfalten (W, *gf*), welche die Rinne an der unteren Fläche des Geschlechtshöckers begrenzt haben, nehmen beim Weibe eine stärkere Entwicklung als beim Manne und gestalten sich zu den kleinen Schamlippen (Labia minora) um (W*, *ksch*). Der Zwischenraum zwischen ihnen (W, *ug*) und seine Fortsetzung nach innen, der Sinus urogenitalis, welcher den Ausführungsgang der Harnblase und die durch Verschmelzung der Müllerschen Gänge gebildete Scheide aufnimmt, heißt nun Scheidenvorhof oder Vestibulum vaginae (W*, *vv*), Die Geschlechtswülste (W, *gw*) werden beim Weibe

durch Einlagerung von Fettgewebe sehr voluminös und gehen auf diese Weise in die großen Schamlippen (Labia majora) über (W*, *gsch*).

Viel tiefgreifendere Umwandlungen haben die entsprechenden Anlagen beim männlichen Geschlecht durchzumachen (Fig. 518 M u. M*). Durch ein außerordentlich starkes Längenwachstum gestaltet sich der Geschlechtshöcker zum männlichen Glied oder dem Penis um, welcher der Clitoris des Weibes entspricht. Wie diese besitzt er eine vordere, knopfartige Anschwellung, die Eichel (M, *gp*), welche von einer Hautfalte, dem Praeputium (M*, *vh*), umfaßt wird. Der Sinus urogenitalis, der beim Weibe als Scheidenvorhof kurz und weit bleibt, verlängert sich beim Manne in einen langen, engen Kanal, die Harnröhre. Es geschieht dies dadurch, daß die Furche an der unteren Fläche des Geschlechtshöckers (M, *gr*) sich bei seiner weiteren Entwicklung mit in die Länge auszieht und gleichzeitig vertieft, und daß die sie einfassenden Geschlechtsfalten (*gf*) sich schon im 4. Monat mit ihren Rändern eng aneinander legen (M*) und nach und nach verschmelzen, bis auf eine kleine, an der Spitze der Eichel übrig bleibende Öffnung.

Der Anfang der Harnröhre erfährt vom 3. Monat an Veränderungen, durch welche die Vorsteherdrüse oder Prostata gebildet wird (Fig. 506 *pr*). Die Wandungen nämlich verdicken sich beträchtlich, erhalten glattes Muskelgewebe und stellen einen ringförmigen Wuslt dar, in welchen vom Epithel des Rohres mehrere Ausstülpungen hineindringen und durch ihre Verästelungen die drüsigen Partien des Organes liefern. An seiner hinteren Wand finden sich, wie bekannt, die Ausmündungen der Samenleiter (*dej*) und zwischen ihnen der Sinus prostaticus oder Uterus masculinus (*um*), der aus den MÜLLERschen Gängen entstanden ist (s. S. 508).

Eine zweite Verwachsung gehen beim Manne die Geschlechtswülste (Fig. 518 M, *gw*) ein, welche beim Weibe zu den großen Schamlippen werden. Sie legen sich um die Wurzel des Penis herum und verwachsen dabei in der Medianebene, an welcher die Vereinigunsstelle auch später noch durch die sogenannte Raphe scroti (M* *d* u. *r*) angedeutet wird. In den so gebildeten Hodensack (M*, *hs*) wandern dann, wie schon oben (S. 510) erwähnt, die Hoden gegen Ende des embryonalen Lebens hinein.

Aus der Tatsache, daß ursprünglich die äußeren Geschlechtsteile in beiden Geschlechtern ganz gleichartig beschaffen sind, erklärt sich auch die Erscheinung, daß bei Störung des normalen Entwicklungsganges Formen zustande kommen, bei welchen unter Umständen außerordentlich schwer zu unterscheiden ist, ob man es mit männlichen oder weiblichen äußeren Geschlechtsteilen zu tun hat. Es sind diese Fälle in früheren Zeiten fälschlicherweise als Zwitterbildung oder Hermaphroditismus bezeichnet worden. Sie können eine doppelte Art der Entstehung haben. Entweder sind sie darauf zurückzuführen, daß im weiblichen Geschlecht der Entwicklungsprozeß in ähnlicher Weise wie beim Manne weiter als normal fortschreitet, oder darauf, daß beim Mann der Entwicklungsprozeß frühzeitig einen Stillstand erfährt und dadurch zu Bildungen führt, die den weiblichen Geschlechtsteilen ähnlich sind.

Was die erste der Mißbildungen betrifft, so nimmt im weiblichen Geschlecht zuweilen der Geschlechtshöcker eine solche Form und Größe an, daß er in jeder Beziehung dem männlichen Gliede gleicht. Die

Übereinstimmung kann noch größer werden, wenn die Eierstöcke anstatt ins kleine Becken nach der Leistengegend hinwandern, durch die Bauchwand hindurchdringen und sich in die großen Schamlippen einbetten. Infolgedessen legen sich die großen Schamlipppen über die Wurzel der mächtigen Clitoris herüber und täuschen eine Art von Hodensack vor.

Häufiger sind die Mißbildungen im männlichen Geschlecht, welche zur Annahme des Hermaphroditismus Veranlassung gegeben haben. Sie sind darauf zurückzuführen, daß die Verwachsungsprozesse, die normalerweise sich abspielen, unterblieben sind. Wir erhalten dann ein Geschlechtsglied, das gewöhnlich verkümmert ist, und an dessen unterer Fläche anstatt der Harnröhre nur eine Furche verläuft, eine Mißbildung, welche als Hypospadie bezeichnet wird. Mit diesen Bildungsfehlern kann sich zweitens eine Hemmung des normalen Descensus testiculorum verbinden. Die Hoden bleiben in der Leibeshöhle liegen, und die Geschlechtswülste gewinnen so eine große Ähnlichkeit mit den großen Schamlippen des Weibes.

Über die Entwicklung der Corpora cavernosa penis und des Corpus cavernosum urethrae haben RETTERER und TOURNEUX ausführliche Angaben gemacht.

„Die COOPERschen Drüsen beim Manne, die BARTHOLINIschen beim Weibe gehen aus paarigen Ausstülpungen des unteren Teiles des Sinus urogenitalis hervor. Nach VAN ACKERER beginnt die Entwicklung der Drüsen beim Manne gegen Ende des 4. Monats; während des 5. Monats nehmen die Äste (Acini) an Zahl zu und sind voneinander durch beträchtliche Mengen von Mesenchymgewebe getrennt." (SEDGWICK MINOT.)

Den Abschnitt über die Entwicklung des Urogenitalsystems schließe ich mit einer tabellarischen Übersicht 1. über die vergleichbaren Teile der äußeren und der inneren Geschlechtsorgane des männlichen und des weiblichen Geschlechts, und 2. über ihre Ableitung von der ursprünglich indifferenten Anlage des Urogenitalsystems bei den Säugetieren.

Männliche Geschlechtsteile.	Gemeinschaftliche Ausgangsform.	Weibliche Geschlechtsteile.
Samenampullen und Samenkanälchen.	Keimepithel.	Eifollikel, GRAAFsche Bläschen.
	Urniere.	
a) Nebenhoden. Epididymis mit Rete testis und Tubuli recti.	a) Vorderer Teil mit den Geschlechtssträngen (Geschlechtsteil).	a) Epoophoron mit Marksträngen des Eierstocks
b) Paradidymis.	b) Hinterer Teil (eigentlicher Urnierenteil).	b) Paroophoron.
Samenleiter mit Samenbläschen.	Urnierengang.	GARTNERsche Kanäle einiger Säugetiere.
Niere und Ureter.	Niere und Ureter.	Niere und Ureter.
Hydatide des Nebenhodens. Sinus prostaticus. (Uterus masculinus.)	MÜLLERscher Gang.	Eileiter und Fimbrien. Gebärmutter und Scheide.
Gubernaculum Hunteri.	Leistenband der Urniere.	Rundes Mutterband [illegible] Ligamentum ovarii.
Männliche Harnröhre (Pars prostatica und membranacea.)	Sinus urogenitalis.	Vorhof der Scheide.
Männliches Glied.	Geschlechtshöcker.	Clitoris.
Pars cavernosa urethrae.	Geschlechtsfalten.	Kleine Schamlippen.
Hodensack.	Geschlechtswülste.	Große Schamlippen.

III. Die Entwicklung der Nebennieren.

Während ich noch in der VII. Auflage dieses Lehrbuches hervorheben mußte, daß alle entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten über die Nebenniere, um einen Ausdruck von RABL zu gebrauchen, „etwas Unbefriedigendes an sich tragen", sind in den letzten Jahren sehr erfreuliche und wichtige Fortschritte erzielt worden, welche in manche dunkle Fragen Klarheit gebracht haben. Wir verdanken dieses den in den letzten Jahren erschienenen, zahlreichen Untersuchungen von KOHN, AICHEL, SOULIÉ, POLL, SRDINKO usw., welche auf den älteren Arbeiten von BALFOUR, WELDON, JANOSIK, MIHALKOVICS, MINOT, SEMON, HOFFMANN usw. erfolgreich weitergebaut haben. Durch sie ist es möglich geworden, jetzt ein befriedigendes Gesamtbild von der Entwicklung der Nebenniere der Wirbeltiere zu geben. In meiner kurzen Skizze schließe ich mich der vortrefflichen Darstellung an, welche POLL im Handbuch der vergleichenden Entwicklungslehre über unseren Gegenstand gegeben hat.

Bei den Säugetieren und dem Menschen sind bekanntlich die Nebennieren aus zwei Substanzen zusammengesetzt, die sich sowohl nach ihren histologischen Eigenschaften, als auch nach ihrer Lage zueinander scharf unterscheiden lassen und mit Rücksicht auf das letztgenannte Merkmal als Mark und Rinde bezeichnet werden. Die Rinde besteht aus Balken von Zellen, die reichlich fettähnliche Körnchen (Lipoidkörnchen) einschließen, sich mit Osmiumsäure schwarz und mit Sudan und Scharlach nach Art der Fettzellen intensiv rot färben lassen. Im Mark dagegen finden sich außer sympathischen Ganglienzellen in Ballen angeordnete Zellen, welche nach Behandlung mit chromsauren Salzen eine dunkelbraune Chromfärbung annehmen, wie HENLE entdeckt hat; nach dieser Reaktion werden sie die chromophilen (STILLING) oder die chromaffinen Elemente der Nebenniere genannt; sie werden im folgenden gewöhnlich als *phäochrome* (KOHN) oder chrombraune Zellen und die aus ihnen aufgebauten, gröberen Teile als phäochrome Körperchen bezeichnet werden.

Auch in bezug auf ihre Entwicklung unterscheiden sich Rinde und Mark ganz wesentlich voneinander; sie haben beide einen örtlich getrennten Ursprung und treten erst sekundär bei den Säugetieren und dem Menschen zu einem einheitlichen Organ, der Nebenniere, zusammen. Aus diesem getrennten Ursprung von Rinde und Mark wird es verständlich, daß die niederen Wirbeltiere, die Cyclostomen, Selachier und Teleostier kein der Nebenniere der Säugetiere entsprechendes, einheitliches Organ besitzen, sondern anstatt dessen zwei räumlich voneinander getrennte Organe. BALFOUR, welcher in seiner Monographie der Selachier (1877) in diese Verhältnisse durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen erst Klarheit gebracht hat, hat das eine Organ, welches der Rindensubstanz der Nebenniere bei den Säugetieren entspricht, das *Interrenalorgan* oder die *Zwischenniere* genannt, dem anderen dagegen, welches der Marksubstanz homolog ist, hat er den Namen des *Suprarenalorgans* gegeben. Das Interrenalorgan liegt bei den Haien gewöhnlich als unpaarer Körper zwischen den hinteren Enden der Urnieren; die Suprarenalorgane oder phäochromen Körperchen, wie wir sie gewöhnlich nennen werden, treten in größerer Zahl auf, sind den sympathischen Ganglien des Grenzstranges oft dicht ange-

schlossen und dorsal von den Nieren im kaudalen Rumpfabschnitt gelagert.

Mit Recht hat daher POLL hervorgehoben, daß „die vergleichend-anatomische Betrachtung in der Nebennierenfrage zu einer klaren, einheitlichen Grundanschauung führt, nach welcher die Wirbeltiere ursprünglich zwei völlig getrennte, im ganzen Rumpf verteilte Systeme von Körperchen besitzen". „Das eine ist das System der Interrenalorgane oder der Zwischenniere, das andere das System der Suprarenal- oder der Phäochromkörperchen. Jenes ist im wesentlichen charakterisiert durch die fettähnlichen Einschlüsse, dieses durch die Phäochromreaktion der Zellen." Das Studium der Entwicklungsgeschichte hat demnach zwei Aufgaben zu erfüllen, 1. wie entwickeln sich die Interrenalorgane oder die Rindensubstanz der Nebenniere, 2. wie entwickeln sich die Suprarenal- oder Phäochromkörperchen, welche dem Mark entsprechen, und in welcher Weise vereinigen sich bei den höheren Wirbeltieren beide Bestandteile zu einem einheitlichen Organ, der Nebenniere.

1. Die Entwicklung der Interrenalorgane resp. der Rindensubstanz der Nebenniere.

Die Interrenalorgane nehmen ihren Ursprung aus dem Epithel der Leibeshöhle, wie die Keimdrüsen, aber vollständig unabhängig und getrennt von ihnen. Sie entstehen zu beiden Seiten des Darmgekröses entweder ganz dicht an seinem Ursprung, oder in geringer Entfernung von ihm in einer Zone, die bei niederen Wirbeltieren von der Vorniere bis zur Kloake reicht, bei Säugetieren aber auf einen kleineren Bezirk in der Lendenregion eingeschränkt ist. Schon bei ziemlich jungen Embryonen (z. B. bei Selachiern von 7 mm Länge, Gymnophionen von 15 mm Länge) beginnt das Cölomepithel an vielen Stellen bald metamer, bald dysmetamer zu wuchern und kleine, ins Bindegewebe vorspringende Verdickungen, die Zwischennierenknospen, zu bilden. Ihre Zahl ist bei den Anamniern eine viel größere als bei den Amnioten, wie sie ja auch bei jenen einen viel größeren Bezirk einnimmt. Fig. 519 zeigt uns eine solche Knospe (*zw*) auf der rechten Seite der Gekröswurzel (*mes*) von einem Haiembryo unmittelbar unter der Aorta (*a*) getroffen.

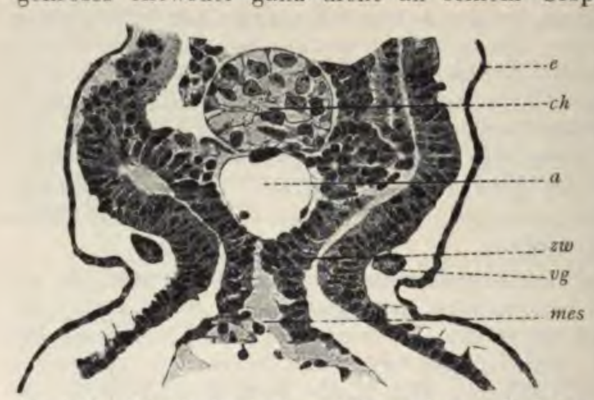


Fig. 519. **Schnitt durch einen 7,0 mm langen Embryo von Scyllium stellare.** Nach POLL. Zwischennierenknospe (*zw*) des Cölomepithels; *e* Epidermis; *ch* Chorda; *a* Aorta; *vg* Vornierengang; *mes* Radix mesenterii.

In Fig. 520, einem Querschnitt durch einen Gymnophionenembryo, liegt die Zwischennierenknospe (*zw*) von der Radix mesenterii etwas weiter ab.

Das entsprechende Stadium bei einem 25 Tage alten menschlichen Embryo ist in Fig. 521 dargestellt. In auffälliger Weise ist die Knospenbildung bei den Amnioten im Vergleich zu den Anamnia auf einen späteren Abschnitt der Entwicklung hinausgeschoben.

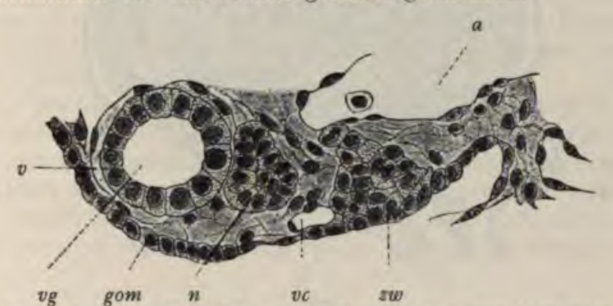


Fig. 520. **Schnitt durch einen 15 mm langen Embryo von Hypogeophis rostratus.** Nach BRAUER. Zwischennierenknospe (*zw*) im Cölomepithel (*som*); *a* Aorta; *n* Nephrotom; *v* Vene; *vc* Vena cardinalis; *vg* Vornierengang.

In einer zweiten Phase der Organogenese lösen sich die Zwischennierenknospen vom Epithel der Leibeshöhle ab; hierbei bilden sich einzelne zurück, andere verschmelzen in bestimmten Bezirken der Länge nach zu umfangreicheren, zusammengesetzteren Körpern. In manchen Wirbeltierabteilungen kommt es auch zur Verschmelzung der linken und der rechten Anlagen zu einem unpaaren Interrenalorgan. Ein solches bildet sich z. B. bei den Selachiern noch vor der Ablösung vom Cölomepithel aus. So findet man schon an Querschnitten durch 10 mm lange Embryonen von Scyllium (Fig. 522) einen in der Gekröswurzel gelegenen, zusammenhängenden Zellenstab, der durch einen großen Teil des Rumpfes hindurchzieht. Erst als einheitliche Anlage beginnt er sich vom Epithel der Leibeshöhle abzutrennen (Fig. 523) und seine Lage im embryonalen Stützgewebe zwischen Aorta und Vena caudalis einzunehmen (Fig. 524).

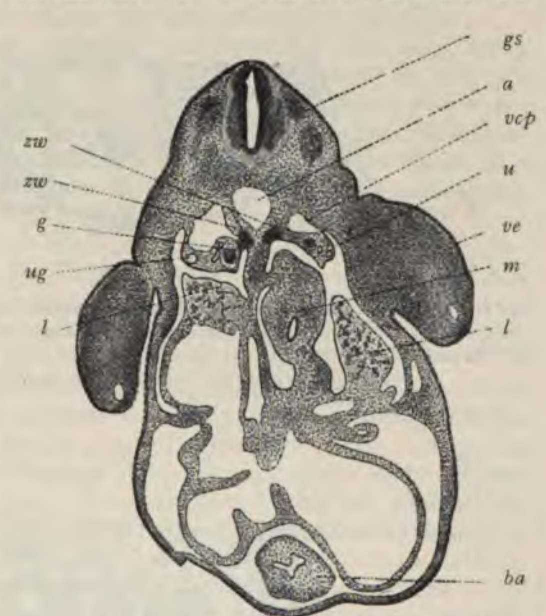


Fig. 521. **Schnitt durch einen 25 Tage alten, 6 mm langen menschlichen Embryo.** Nach SOULIÉ. Zwischennierenknospen (*zw*) im Cölomepithel an der Gekrösewurzel zwischen Aorta (*a*) und Urniere (*u*). *ug* Urnierengang; *g* Glomerulus; *vcp* Vena cardinalis posterior; *ve* vordere Extremität; *m* Magen; *l* Leber; *ba* Bulbus aortae.

Bei dem Hühnerembryo läßt sich die Ablösung der Knospen vom Anfang des 5. Brüttages an beobachten; bei den Säugetieren und dem



Fig. 522. **Schnitt durch einen 10 mm langen Embryo von Scyllium stellare in der Gegend zwischen zwei aufeinander folgenden Urnierensegmenten.** Nach Poll. *zw* unpaarer Zwischennierenstab; *a* Aorta; *ug* Urnierengang; *uk* Anschnitt des Urnierenkanälchens; *mes* Radix mesenterii.

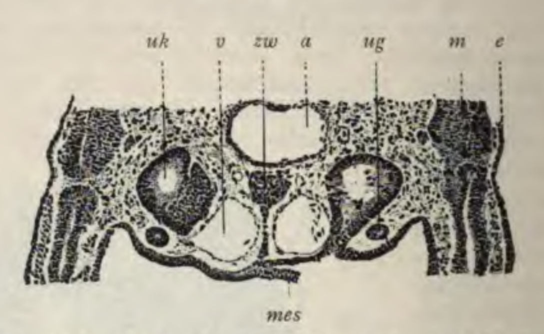


Fig. 523. **Schnitt durch einen Embryo von Spinax niger mit 70 Rückensegmenten.** Nach Poll. Die Zwischennierenanlage (*zw*) hängt durch einen zarten Stiel mit dem Epithel der Gekröswurzel (*mes*) zusammen. *a* Aorta; *v* hintere Cardinalvene; *uk* Urnierenkanälchen; *ug* Urnierengang; *m* Myotom; *e* Epidermis.

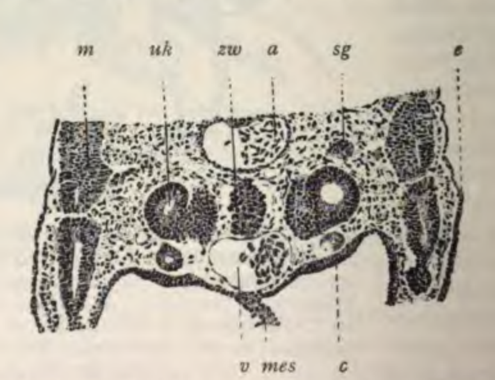


Fig. 524. **Schnitt durch einen Embryo von Spinax niger mit 70 Rückensegmenten, kaudalwärts von Fig. 510.** Nach Poll. Die abgelöste Zwischennierenanlage (*zw*) liegt frei im embryonalen Stützgewebe zwischen Aorta (*a*), Vena caudalis (*v*) und den Urnierenkanälchen (*uk*). *m* Myotom; *mes* Gekröswurzel; *e* Epidermis; *sg* Ganglion sympathicum; *c* Cölomepithel.

Menschen ist die rechte und die linke Anlage der Nebennierenrinde, wenn die einzelnen Interrenalknospen nach ihrer Ablösung jederseits verschmolzen sind, auf einen kleinen Bezirk beschränkt, der etwa dem oberen Drittel des WOLFFschen Körpers entspricht und seinen medialen Rand einnimmt. Hier ist sie bei einem menschlichen, 28 Tage alten Embryo von 8 mm Länge als ein einheitlicher, 0,105 mm langer Zellenhaufen von SOULIÉ nachgewiesen worden.

Dem Verschmelzungsprozeß können hier und da einzelne Zwischennierenknospen entweder regelmäßig oder abnormalerweise entgehen und so zum Ausgangspunkte für die akzessorischen Interrenalorgane oder die „Beizwischennieren“ werden, welche in der verschiedensten Weise in einzelnen Klassen der Wirbeltiere und auch beim Menschen beobachtet worden sind und noch später besprochen werden.

2. Die Entwicklung der Suprarenal- oder Phäochromkörperchen und ihre Vereinigung mit der Interrenalsubstanz zur Bildung der Nebenniere.

Die Entwicklung der phäochromen Körperchen steht, wie seit der grundlegenden Entdeckung BALFOURS (1877) vielfach bestätigt worden ist, in allerengster Beziehung zu der Entwicklung und Histogenese eines bestimmten Abschnittes der sympathischen Ganglien.

In der frühesten Anlage derselben unterscheidet POLL zwei Arten von Zellen als Sympathoblasten und Phäochromoblasten; er läßt sie sich allmählich gruppenweise voneinander sondern und dabei sich histologisch differenzieren, indem die einen zu sympathischen Ganglienzellen, die anderen zu chrombraunen Zellen werden; diese lassen sich in demselben Maße leichter nachweisen, je stärker sie die Chromreaktion zeigen. Die Entwicklung des phäochromen Systems erfolgt in einer viel späteren Periode als die Entwicklung der Zwischenniere. „Besonders die Umwandlung des Phäochromblasten in eine phäochrome Zelle ist“, wie H. POLL bemerkt, „einer der letzten Wandlungsprozesse im Tierkörper, der zuweilen schon in einen postfötalen Lebensabschnitt fällt.“

Bei den Selachiern behalten die Phäochromkörperchen ihre Lage in der unmittelbaren Nachbarschaft der sympathischen Ganglienzellen bei; im fertigen Zustand stellen sie bei einzelnen Arten eine metamere Kette von Suprarenalorganen dar, die sich durch einen großen Teil der Leibeshöhle erstrecken. Ein derartiges Verhältnis veranschaulicht uns ein Querschnitt (Fig. 525) durch ein sympathisches Ganglion (*gs*) und den ihm eng angefügten Suprarenalkörper (*p*) von Acanthias. Bemerkenswert ist auch die dichte Umhüllung von Blutgefäßen. Bei anderen Selachiern, besonders Rochen, verkümmern einzelne Anlagen, andere verschmelzen gruppenweise zu umfangreicheren Suprarenalkörpern; infolgedessen kommen sehr verschiedenartige Befunde je nach der Tierart zustande.

Bei den meisten Wirbeltieren jedoch sondern sich die chrombraunen Zellen, wenn nicht vollständig, so doch in ihrer Mehrzahl von den sympathischen Ganglien ganz ab und lagern sich alsdann den Interrenalorganen an, mit denen sie zusammen jetzt als Nebenniere bezeichnet werden. Dieser Prozeß beginnt schon bei den Amphibien. Sehr lehrreich ist ein von BRAUER gegebenes Querschnittsbild durch den Embryo einer Blindwühle (Cöcilie) (Fig. 526). Es ist hier in dem

Raum zwischen Aorta und Hohlvene ein kleines, phäochromes Körperchen zu sehen, das sich vom sympathischen Ganglion getrennt und weit von ihm entfernt hat, aber den Zusammenhang mit seinem Mutterboden auf dem vorliegenden Stadium durch einen langen Verbindungsfaden von Zellen noch unterhält. Dagegen hat es sich mit der Zwischennierenknospe (*zw*) zur Nebenniere vereinigt.

In derselben Weise vollzieht sich die Absonderung von chrombraunen Zellen vom Sympathicus und die Verbindung mit dem Interrenalorgan bei allen Amnioten.

Während aber bei Eidechsen und Schlangen die beiden Bestandteile verschiedener Herkunft sich nur nebeneinander lagern, und zwar der phäochrome Bestandteil dorsal vom interrenalen, bildet sich bei

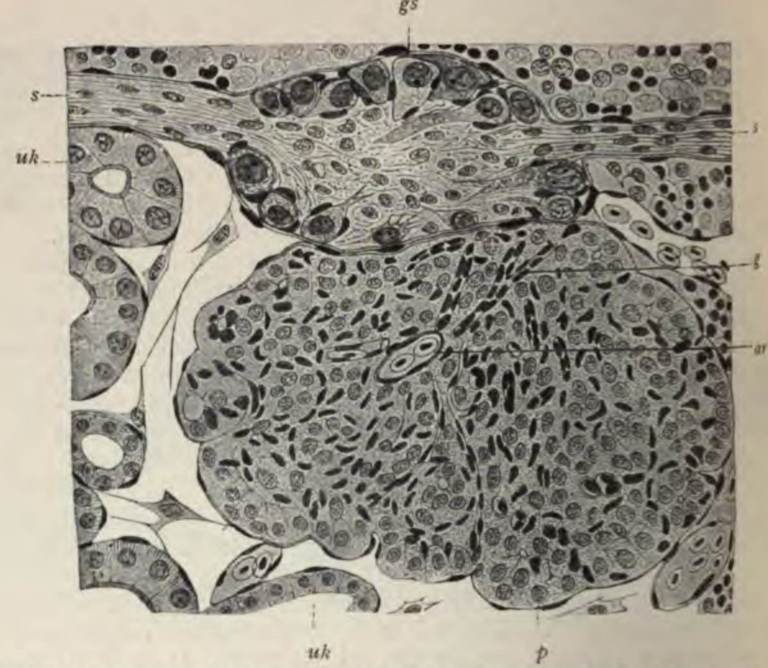


Fig. 525. **Schnitt durch ein sympathisches Ganglion** (*gs*) **und ein Phäochromkörperchen** (*p*) **oder einen Suprarenalkörper von Acanthias vulg.** Nach HALLER. *s* Sympathicus; *uk* Urnierenkanälchen; *ar* Arterie des Phäochromkörperchens.

den übrigen Amnioten Schritt für Schritt eine innigere Durchwachsung beider aus. Sie führt bei Reptilien und Vögeln einerseits, bei Säugetieren und dem Menschen andererseits zu einem etwas verschiedenen Endergebnis.

Bei den Sauropsiden wandern die Bildungszellen des phäochromen Gewebes — beim Hühnerembryo schon am 8. Tage der Bebrütung — in einzelnen Strängen in die Substanz der Zwischenniere ein und bleiben ihr in dieser Weise auch beim ausgebildeten Organ unregelmäßig eingelagert. In der Entwicklung der Nebenniere der Säugetiere dagegen ist die Einwanderung strangförmiger Züge phäochromen Gewebes nur ein vorübergehendes Stadium, das man als sauropsidenähnliches bezeichnen könnte. Ein solches bietet sich uns in sehr deutlicher Weise

in Fig. 527 dar, einem Schnitt durch die Nebennierenanlage eines 17 mm langen menschlichen Embryos.

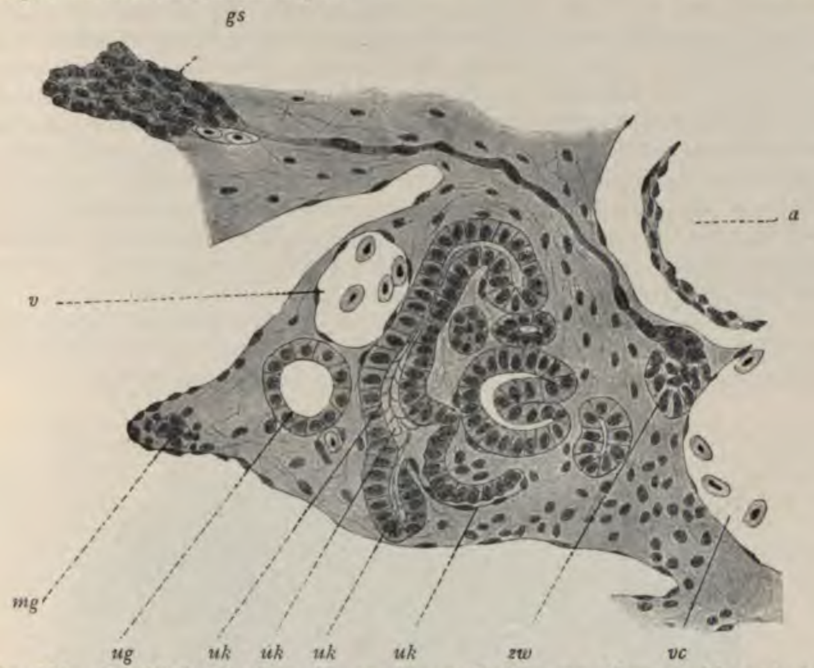


Fig. 526. **Schnitt durch einen 40 mm langen Embryo von Hypogeophis rostratus.** Nach BRAUER. *zw* Zwischennierenknospe; *gs* sympathisches Ganglion, mit dem abgelösten Phäochromkörperchen durch einen Zellstrang verbunden; *a* Aorta; *vc* Hohlvene; *ug* Urnierengang; *mg* MÜLLERscher Gang; *v* Vene; *uk* verschiedene Abschnitte des Urnierenkanälchens.

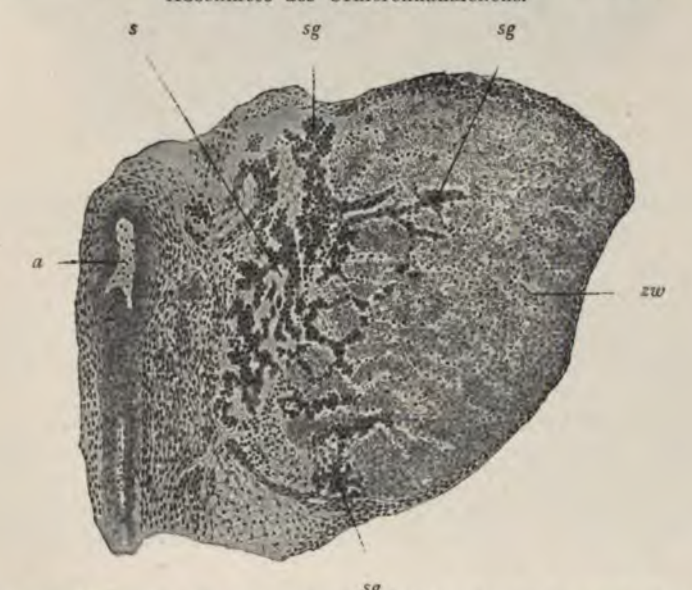


Fig. 527. **Schnitt durch die Nebennierenanlage eines 17 mm langen menschlichen Embryos.** Nach WIESEL. *sg* Sympathogonien; *s* Sympathicus; *zw* Zwischenniere; *a* Aorta.

Die Stränge des vom Sympathicus abstammenden, eingewanderten Gewebes, das teils aus Sympathoblasten, teils aus Phäochromoblasten besteht, sind durch ihre dunklere Färbung von den Strängen der interrenalen Substanz leicht zu unterscheiden. Im weiteren Verlauf führt schließlich die Einwanderung des phäochromen Gewebes zu seiner Sammlung im Zentrum des Organes. So kommt es allmählich zu der für die Säugetiere charakteristischen Anordnung der beiden genetisch verschiedenen Bestandteile in eine scharf voneinander gesonderte Mark- und eine Rindensubstanz, in eine Marksubstanz, welche vom Sympathicus abstammt und den selbständig bleibenden Suprarenalorganen der Selachier entspricht, und in eine Rindensubstanz, welche aus einzelnen Wucherungen des Epithels der Bauchhöhle entstanden ist und bei Selachiern durch das Interrenalorgan repräsentiert wird.

Die zwar noch nicht beendete, aber doch schon sehr deutlich erkennbare Sonderung in Mark und Rinde zeigt uns Fig. 528, ein Schnitt durch die Nebenniere eines 119 mm langen Schweineembryos.



Fig. 528. **Schnitt durch die Nebenniere eines 119 mm langen Schweineembryos.** Nach WIESEL. *M* Marksubstanz; *R* Rindensubstanz; *Zw* Zwischennieren- oder Rindengewebe, das noch im Zentrum des Organes gelegen ist.

Die Sonderung ist noch nicht beendet, weil sich immer noch einzelne Stränge phäochromen Gewebes von der Peripherie her nach dem Mark zu vorschieben. Beim Menschen dauert diese Einwanderung bis zur Geburt fort.

Schon frühzeitig beginnt sich die Rinde der Nebenniere in die bekannten drei Zonen zu differenzieren. Im 2. Fötalmonat beginnen beim Menschen die Zona fasciculata und reticularis unterscheidbar zu werden; im 3. Monat tritt die Zona glomerulosa deutlicher hervor. Auch finden sich von jetzt ab Lipoidkörner in reichlicher Menge in die Rindenzellen eingelagert.

Von den Lageveränderungen und den späteren Umwandlungen der menschlichen Nebenniere sind noch folgende Punkte hervorzuheben: Zur Zeit, wo die Urniere voll entwickelt ist, bildet an ihrem

Kopfende das Interrenalorgan, mit dem sich das chrombraune Gewebe noch nicht verbunden hat, ein kleines ovales Körperchen. Später, wenn die Vereinigung mit der Marksubstanz in der oben beschriebenen Weise eingeleitet ist, gewinnt die Nebenniere, während der umfangreiche Wolffsche Körper sich zurückbildet und zu einem Anhängsel der Keimdrüse wird, immer innigere Beziehungen zum oberen Pol der bleibenden Niere und besitzt in der Mitte des 3. Monats schon annähernd die gleiche Lage, wie beim Erwachsenen. Im 3. und bis zur Mitte des 4. Monats übertrifft sie die Niere an Größe; so deckt sie (*nn*) dieselbe bei dem in Fig. 504 abgebildeten menschlichen Embryo der 8. Woche auf der einen Seite ganz zu und mußte daher, um die Niere (*n*) bloßzulegen, rechts ganz entfernt werden. Vom Ende des 4. Monats ab bleibt die Nebenniere im Wachstum hinter der Niere zurück: „Im 6. Monat ist sie etwa halb so groß wie diese und verhält sich dem Gewicht nach zu ihr wie 1:2,5, beim reifen Fötus wie 1:3, beim Erwachsenen wie 1:28.

Für die Entwicklung des Marks der Nebenniere wird nicht alles chrombraune Gewebe verbraucht. Ein ansehnlicher Teil von ihm bleibt dauernd mit dem sympathischen System verbunden. Beim Erwachsenen findet man sowohl in den Ganglien des Grenzstranges, als auch in peripheren Ganglien zwischen den Nervenfasern und multipolaren Ganglienzellen auch Gruppen kugeliger Zellen, welche die Chromreaktion darbieten. Ferner wird vom phäochromen System neuerdings auch die Entwicklung der Carotidendrüse abgeleitet.

Endlich sind auf Reste selbständig gebliebener, phäochromer und interrenaler Substanz auch die akzessorischen Interrenalkörperchen (Beizwischennieren) und die akzessorischen Nebennieren (Beinebennieren) zurückzuführen, welche zuweilen in sehr verschiedener Lage, Zahl und Größe beim Menschen und bei einzelnen Säugetieren beobachtet worden sind. Unter akzessorischen Interrenalkörperchen versteht man kleine, drüsige Organe, welche aus einer ähnlichen Substanz wie die Rinde der Nebenniere bestehen, dagegen unter akzessorischen Nebennieren kleine Gebilde, in denen sich sowohl Mark- wie Rindensubstanz nachweisen läßt. Poll nimmt für die akzessorischen unbeständigen Organe eine doppelte Entstehungsweise, eine primäre und eine sekundäre an. Im ersten Fall sind es direkt einzelne, aus dem Cölomepithel abstammenden Zwischennierenknospen oder Teile des phäochromen Systems, die sich vom Hauptorgan unabhängig erhalten, im zweiten Fall sind es Derivate des Hauptkörpers, welche sich während seiner Entwicklung aus irgendeiner Ursache durch Absprengung oder umschriebene Wachstumsprozesse wieder selbständig gemacht haben, dann aber noch durch Bindegewebsstränge mit ihm in Verbindung gefunden werden.

Infolge des Descensus der Keimdrüsen können akzessorische Zwischen- bzw. Nebennieren, welche seltener sind, weit verschleppt werden. So können sie in das kleine Becken geraten, wo sie in den Rand des breiten Mutterbandes eingebettet von Marchand beobachtet worden sind.

SIEBZEHNTES KAPITEL.

Die Organe des äußeren Keimblattes.

Das äußere Keimblatt führt seit langer Zeit auch den Namen des Hautsinnesblattes. Hiermit sind gleich seine beiden wichtigsten Leistungen gekennzeichnet. Denn einmal liefert es die Oberhaut mit ihren mannigfachen Produkten, als Haare, Nägel, Schuppen, Hörner, Federn; ferner Drüsen verschiedener Art: die Talg-, Schweiß- und Milchdrüsen. Zweitens ist es zugleich der Mutterboden, aus welchem sich das Nervensystem und die wichtigsten funktionellen Bestandteile der Sinnesorgane: die Seh-, Hör- und Riechzellen, herleiten.

Ich beginne mit der wichtigsten Leistung des äußeren Keimblattes, der Entwicklung des Nervensystems, gehe dann zur Entwicklung der Sinnesorgane (Auge, Ohr, Geruch) über und bespreche zuletzt die Entwicklung der Oberhaut und ihrer Produkte.

I. Die Entwicklung des Nervensystems.

A. Die Entwicklung des Zentralnervensystems.

Das Zentralnervensystem der Wirbeltiere gehört zu den Organen, welche sich nach Sonderung des Keimes in die vier primären Keimblätter am frühzeitigsten anlegen. Wie schon hervorgehoben wurde, entwickelt es sich (Fig. 100 A) aus einem breiten Streifen des äußeren Keimblattes (*mp*), der von dem vorderen nach dem hinteren Ende der Embryonalanlage hinzieht und in der Medianebene unmittelbar oberhalb der Chorda dorsalis (*ch*) liegt. In diesem Bereiche wachsen die Zellen des äußeren Keimblattes zu längeren, zylindrischen oder spindelförmigen Gebilden aus, während die in der Umgebung befindlichen Elemente (*ep*) sich abplatten und unter Umständen ganz schüppchenartig werden. Somit ist das äußere Keimblatt in zwei Bezirke gesondert, in das verdünnte Hornblatt (*ep*) und in die dickere, median gelegene Nerven- oder Medullarplatte (*mp*).

Beide Bezirke grenzen sich bald schärfer voneinander ab, indem die Nervenplatte sich ein wenig einkrümmt (Fig. 100 B) und mit ihren Rändern über die Oberfläche des Keimes erhebt. So entstehen die beiden Medullar- oder Rückenwülste (*mf*), welche die anfangs breite und wenig tiefe Medullar- oder Rückenfurche zwischen sich fassen. Die Wülste sind einfach Faltungen des äußeren Keimblattes, an der Stelle entstanden, wo die Nervenplatte in das Hornblatt übergeht. Sie setzen sich daher aus einem äußeren und einem inneren Faltenblatt

zusammen, von denen das innere dem Randteil der Nervenplatte, das äußere dagegen dem angrenzenden Hornblatt angehört.

Bei allen Wirbeltierklassen wandelt sich sehr frühzeitig die Medullarplatte zu einem Nervenrohr um. Der Hergang kann sich in dreifacher Weise vollziehen. Bei den meisten Wirbeltierklassen, zu denen auch die Reptilien, Vögel und Säugetiere gehören, bildet sich das Rohr durch einen typischen Faltungsprozeß. Die Medullarwülste erheben sich über die Oberfläche des Keimes noch weiter in die Höhe, schlagen sich dabei nach der Medianebene zu um, wachsen einander entgegen, bis sie sich mit ihren Firsten treffen, und beginnen dann längs derselben zu verschmelzen. Das so entstandene Nervenrohr hängt jetzt noch an der Nahtstelle mit dem es überziehenden Hornblatte zusammen, eine Verbindung, die bald verschwindet, indem die dazwischenliegenden Zellen sich lockern und voneinander trennen (Fig. 100 C). Die Schließung beginnt bei allen Wirbeltieren an der Stelle, welche etwa dem späteren Mittelhirn entspricht — beim Huhn am 2., beim Kaninchen am 9. Tage der Entwicklung — und schreitet von da nach hinten sowohl als nach vorn langsam fort; namentlich hinten erhält sich lange Zeit eine Stelle, wo das Nervenrohr nach außen geöffnet ist. Auch besteht hier, wie schon früher bei Besprechung der Keimblätter öfters erwähnt wurde, durch den Canalis neurentericus ein Zusammenhang mit dem Darmrohr, welcher erst später durch Verschluß des Urmundes gelöst wird.

Dem zweiten Typus in der Entwicklung des Zentralnervensystems begegnet man bei den Cyclostomen und Knochenfischen. Anstatt zu einem hohlen Rohr wandelt sich bei ihnen die Nervenplatte in einen soliden Zellstrang um. Anstatt daß sich die Wülste über die Oberfläche des Keimes erheben, wuchert die Nervenplatte in Form eines Keils nach abwärts. Hierbei kommt die linke und die rechte Hälfte der Platte unmittelbar aufeinander zu liegen, so daß man auch nicht die geringste Spur eines Zwischenraumes vorfindet; erst nachdem die Abschnürung des Zellstranges vom Hornblatt erfolgt ist, trennen sich die beiden Hälften und lassen eine kleine Höhle, den Zentralkanal, zwischen sich hervortreten. Wahrscheinlich hängt diese Modifikation bei den Knochenfischen und Cyclostomen damit zusammen, daß das dotterreiche Ei von der Dotterhaut, der Membrana vitellina, sehr dicht umschlossen wird; infolgedessen können sich die Medullarwülste nach der Oberfläche nicht erheben.

Die dritte Modifikation kommt nur beim Amphioxus lanceolatus vor. Sie ist schon an anderer Stelle (S. 196) kurz beschrieben worden.

Als eine einheitliche Anlage erhält sich das Nervenrohr nur beim Amphioxus lanceolatus, bei allen übrigen Wirbeltieren dagegen sondert es sich in Rückenmark und Gehirn.

1. Die Entwicklung des Rückenmarks.

Der sich zum Rückenmark umbildende Teil des Nervenrohres zeigt auf dem Querschnitt eine ovale Form (Fig. 466). Von Anfang an läßt er eine Sonderung in eine linke und eine rechte Hälfte erkennen (Fig. 529 u. 530). Denn seine beiden Seitenwandungen sind stark verdickt und bestehen aus mehreren Lagen langer, zylindrischer Zellen, während obere und untere Wand dünn sind und als vordere und hintere Kommissur (Fig. 530 *hc* u. *vc*) oder als Boden- und Deckplatte (His) unterschieden werden (Fig. 529 *bp* u. *dp*).

So bleibt in der Zusammensetzung des Nervenrohres aus zwei dickeren und zwei dünneren Streifen seine paarige Entstehung aus zwei längsverlaufenden Nervenplatten, welche einstmals den spaltförmigen, längsgestreckten Urmund begrenzten, auf das deutlichste erhalten. Die Bodenplatte oder vordere Kommissur, in deren Bereich die Ausbildung von Ganglienzellen unterbleibt und die Epithelzellen sich nur in epitheliale Stützsubstanz umwandeln, entspricht der Verwachsungslinie der Urmundränder; die Deckplatte oder hintere Kommissur dagegen ist die später entstehende Nahtlinie, welche sich bei der Umwandlung der Nervenrinne zum Rohr ausbildet.

In den beiden verdickten Seitenhälften (Fig. 529) kommt es nachträglich noch zu einer weiteren Sonderung in eine dorsale (*fp*) und eine ventrale Längszone (*gp*), welchen His auch die Namen Flügelplatte und Grundplatte gegeben hat. Sie werden durch eine allerdings nur wenig ausgeprägte Rinne, die Grenzfurche von His (*gf*), voneinander getrennt. Ihre Sonderung hängt mit der getrennten Ausbildung sensibler und motorischer Ganglienlager zusammen.

Fig. 529. Fig. 530.

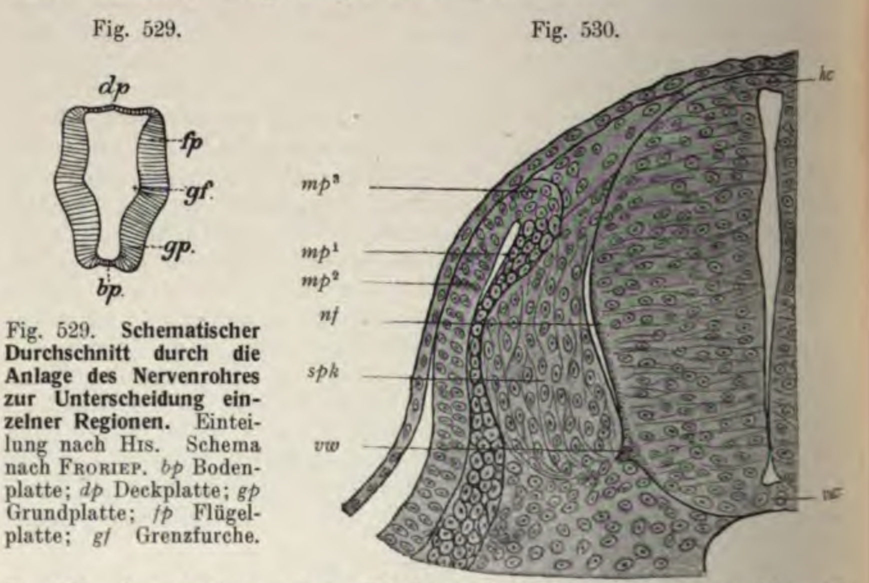


Fig. 529. **Schematischer Durchschnitt durch die Anlage des Nervenrohres zur Unterscheidung einzelner Regionen.** Einteilung nach His. Schema nach Froriep. *bp* Bodenplatte; *dp* Deckplatte; *gp* Grundplatte; *fp* Flügelplatte; *gf* Grenzfurche.

Fig. 530. **Querschnitt von einem Eidechsenembryo mit vollkommen geschlossenem Darmkanal.** Nach Sagemehl. *hc* hintere; *vc* vordere Kommissur des Rückenmarkes. *vw* vordere Nervenwurzel; *nf* Nervenfibrillen; *spk* Spinalknoten; mp_1 Muskelplatte, muskelbildende Schicht; mp_2 äußere Schicht der Muskelplatte; mp_3 Übergang der äußeren in die muskelbildende Schicht.

Mit His, dem sich auch Sedgwick Minot u. a. angeschlossen haben, können wir demnach sowohl am embryonalen als auch am ausgebildeten Rückenmark vier Längsstreifen unterscheiden, von denen zwei noch einmal in zwei weitere Streifen gesondert sind:

1. die linke Medullarplatte,
2. die rechte Medullarplatte, jede wieder zusammengesetzt aus:
   a) einer dorsalen sensiblen,
   b) einer ventralen motorischen Längszone;
3. die vordere Kommissur oder Bodenplatte, welche der Nahtlinie der Urmundränder entspricht;

4. die hintere Kommissur oder Deckplatte, welche die hintere Nahtlinie des Nervenrohres darstellt.

Die weitere Entwicklung, von der ich nur das wichtigste hervorheben will, erfolgt in der Weise, daß linke und rechte Medullarplatte sich sehr frühzeitig und in ganz außerordentlich starker Weise verdicken. Ihre Zellen vermehren sich in den Anfangsstadien der embryonalen Entwicklung sehr lebhaft. Hierbei ist die interessante Tatsache, auf welche zuerst ALTMANN aufmerksam gemacht hat, leicht festzustellen, daß alle Kernteilungsfiguren immer ganz dicht an der inneren, dem Zentralkanal zugewandten Fläche des Nervenrohres, zuweilen in einer überraschenden Menge, liegen. Dieselbe Erscheinung läßt sich auch bei der Entwicklung der Hirnblasen wieder beobachten. Sie gewinnt an Interesse, wenn man berücksichtigt, daß die Nervenplatten aus dem äußeren Keimblatt entstehen, also ursprünglich ein Teil der Oberhaut gewesen sind. Denn wenn man jetzt die Vermehrungsweise der Elemente in den zwei verschiedenen Bildungsprodukten des äußeren Keimblattes, in der Oberhaut und in dem Nervenrohr, miteinander vergleicht, so bietet sich uns zwischen beiden ein höchst auffälliger Gegensatz dar. Die Vermehrung der Zellen findet in beiden Fällen an entgegengesetzten Flächen der mehrschichtigen Epithellage statt, an der Epidermis in der dem Bindegewebe zugewandten, tieferen Schicht des Rete Malpighii, an dem Nervenrohr dagegen in der dem Bindegewebe abgewandten und den Zentralkanal begrenzenden Fläche, welche der verhornten Oberfläche der Epidermis entspricht. Nervenrohr und Epidermis haben also infolge der verschiedenen Bedingungen, unter welche sie beim Entwicklungsprozeß geraten, verschieden orientierte Zuwachsflächen zur Vermehrung ihrer Elementarteile erhalten.

Die Zellen des Nervenrohres sondern sich frühzeitig in zwei verschiedene histologische Gruppen: 1. in Elemente, welche das Stützgerüst liefern, das den Zentralkanal umhüllende Epithel und die Spongiosa (Spongioblasten von HIS), und 2. in Elemente, welche sich in Ganglienzellen und Nervenfasern umwandeln (Neuroblasten, HIS). Bei dem letzten Prozeß kommt es auch zu einer Sonderung. Die an Masse immer mehr zunehmenden Nervenfasern lagern sich der Zellmasse von außen auf und scheiden sich mit der Zeit in die vorderen, seitlichen und hinteren Rückenmarksstränge (Fig. 531). Bei ihrem ersten Auftreten sind die Nervenfasern marklos (Fig. 530 *nf*), dann umgeben sie sich teils früher, teils später mit einer Markhülle. Auf diese Weise werden die nun schon beträchtlich verdickten Rückenmarkshälften in die zentral gelegene, die Ganglienzellen enthaltende, graue Substanz und in die oberflächlich wie ein Mantel ihr aufgelagerte, weiße Substanz gesondert.

Da bei allen diesen Vorgängen die Boden- und Deckplatte nicht beteiligt ist, nur wenig wächst und sich nicht in Ganglienzellen differenziert, so kommt sie immer mehr in die Tiefe, an den Grund einer vorderen und einer hinteren Längsfurche (Fig. 531), zu liegen. Schließlich setzt sich das ausgebildete Rückenmark aus zwei mächtigen Seitenhälften zusammen, die durch eine vordere und eine hintere Längsspalte voneinander getrennt und nur in der Tiefe durch eine dünne Querbrücke verbunden werden. Die Querbrücke ist von der im Wachstum zurückgebliebenen Deck- und Schlußplatte abzuleiten und umschließt in ihrer Mitte den ebenfalls klein gebliebenen Zentralkanal.

Anfangs nimmt das Rückenmark die ganze Länge des Rumpfes ein, beim Menschen bis zum 4. Monat der embryonalen Entwicklung. Es reicht daher zu der Zeit, wo sich das Achsenskelettt in einzelne Wirbelabschnitte gegliedert hat, von dem ersten Hals- bis zum letzten Steißwirbel herab. Das Ende des Rückenmarks beginnt aber keine Ganglienzellen und Nervenfasern zu bilden, sondern bleibt zeitlebens als ein dünnes, epitheliales Rohr erhalten. Es setzt sich von dem größeren vorderen Abschnitte, der Nervenfasern und Ganglienzellen entwickelt hat, durch eine konisch verjüngte Stelle ab, die in der deskriptiven Anatomie als Conus medullaris beschrieben wird.

Solange das Rückenmark in seinem Wachstum mit der Wirbelsäule gleichen Schritt hält, treten die aus ihm entspringenden Nervenpaare unter rechtem Winkel direkt zu den Zwischenwirbellöchern hin, um den Wirbelkanal zu verlassen. Diese Anordnung ändert sich beim Menschen vom 4. Monat an: von da ab bleibt das Rückenmark in seinem Wachstum hinter dem Wachstum der Wirbelsäule zurück und kann daher den Wirbelkanal nicht mehr ganz ausfüllen. Da es nun oben an der Medulla oblongata befestigt ist, und da diese mit dem Hirn in der Schädelkapsel festgehalten wird, so muß es in dem Wirbelkanal von unten nach oben emporsteigen. Im 6. Monat findet sich der Conus medullaris im Anfange des Sacralkanales, bei der Geburt in der Gegend des 3. Lendenwirbels und einige Jahre später am unteren Rande des 1. Lendenwirbels, wo er auch beim Erwachsenen endet.

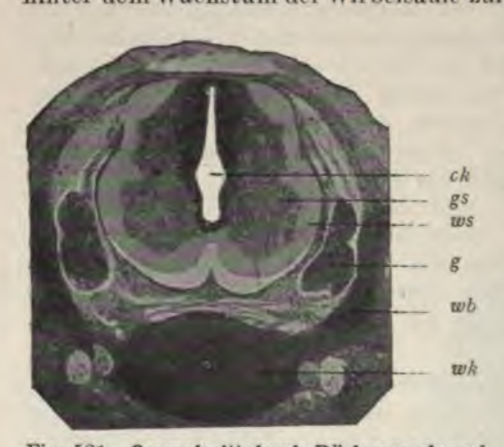


Fig. 531. **Querschnitt durch Rückenmark und knorplige Wirbelsäule eines menschlichen Embryos.** *ck* Zentralkanal; *gs* graue Substanz; *ws* weiße Substanz des Rückenmarks; *g* Spinalganglion mit hinterer Wurzel; *wk* Wirbelkörper mit Chordarest; *wb* Wirbelbogen. Nach O. Hertwig.

Bei dem Heraufsteigen (dem Ascensus medullae spinalis) wird das letzte Ende des Rückenmarks, das dünne epitheliale Rohr, welches am Steißbein festgeheftet ist, in einen langen, dünnen Faden ausgezogen, der auch noch beim Erwachsenen als Filum terminale internum und externum bestehen bleibt. Der Faden zeigt am Anfang eine kleine Höhlung, die von flimmernden Zylinderzellen umgeben wird und eine Fortsetzung vom Zentralkanal des Rückenmarks ist. Weiter nach abwärts setzt er sich dann in Form eines Bindegewebsstranges bis zum Steißbein fort.

Eine zweite Folge des Emporsteigens des Rückenmarks ist eine Änderung in der Verlaufsweise der Anfänge der peripheren Nervenstämme. Da ihre Ursprünge zugleich mit dem Rückenmark im Wirbelkanal immer mehr kopfwärts zu liegen kommen, die Stellen aber, wo sie durch die Zwischenwirbellöcher austreten, sich nicht verändern, so müssen sie aus der queren in eine immer schrägere Verlaufsrichtung übergehen, um so mehr, je weiter unten sie den Wirbelkanal verlassen. In der Halsgegend ist ihr Verlauf noch ein querer, in der Brustgegend beginnt er mehr und mehr schräg zu werden und wird

endlich in der Lendengegend und noch mehr in der Kreuzbeingegend ein steil nach abwärts gerichteter. Hierdurch kommen die vom letzten Teile des Rückenmarks ausgehenden Nervenstämme eine große Strecke weit in den Wirbelkanal zu liegen, ehe sie zu den zum Durchtritt dienenden Kreuzbeinlöchern gelangen; sie umfassen dabei den Conus medullaris und das Filum terminale und stellen die als Pferdeschweif oder Cauda equina bekannte Bildung dar.

Endlich erfährt das Rückenmark auch noch in seiner Form einige Veränderungen. Bereits im 3. und 4. Monat treten Unterschiede im Dickenwachstum zwischen einzelnen Strecken hervor. Die Stellen, an denen die peripheren Nerven zur vorderen und zur hinteren Extremität abgehen, und welche dem Hals- und Lendenmark angehören, wachsen stärker, indem reichlicher Ganglienzellen abgelagert werden; sie werden nicht unerheblich dicker als die angrenzenden Abschnitte, von denen sie als Hals- und Lendenanschwellung (Intumescentia cervicalis und lumbalis) unterschieden werden.

2. Die Entwicklung des Gehirns.

Durch das Studium der Entwicklungsgeschichte ist die Gehirnanatomie in hohem Grade gefördert worden. Mit Fug und Recht dient daher in allen neueren Lehrbüchern der menschlichen Anatomie der embryonale Zustand als Ausgangspunkt bei der Beschreibung des verwickelten Hirnbaues. Man sucht die komplizierten, fertigen von den einfacheren, embryonalen Verhältnissen abzuleiten und aus ihnen zu erklären.

Wie für das Rückenmark ist auch für das Gehirn die Ausgangsform ein einfaches Rohr. Dasselbe erfährt jedoch schon frühzeitig, noch ehe es überall geschlossen ist, durch größeres Wachstum einzelner Strecken und geringeres Wachstum anderer eine Gliederung. Durch zwei Einschnürungen an seinen Seitenwandungen zerfällt es in die drei primären Hirnblasen (Fig. 534 *P*, *M*, *R*), die durch weite Öffnungen miteinander in Verbindung bleiben und als Vorder-, Mittel- und Hinterhirnbläschen (Prosencephalon, Mesencephalon, Rhombencephalon) bezeichnet werden. Von diesen ist die hinterste Abteilung die längste, indem sie sich allmählich verjüngt und in das Rückenmarksrohr übergeht.

An den drei primären Hirnbläschen treten bald weitere Veränderungen ein, von welchen besonders das erste betroffen wird. Seine seitlichen Wandungen wachsen rascher und stülpen sich nach außen zu den beiden Augenblasen hervor (Fig. 532 *au*). Nach einiger Zeit beginnen diese sich von ihrem Mutterboden bis auf dünne hohle Verbindungsstiele (Fig. 533 *au*) abzuschnüren. Die Stiele bleiben, da die Abschnürung hauptsächlich von oben nach unten erfolgt ist, mit der Basis des Vorderhirnbläschens in Zusammenhang. Dann fängt die vordere Wand des Bläschens an, sich nach vorn auszubuchten und sich durch eine seitliche Furche, die von oben-hinten schräg nach unten-vorn verläuft, abzugrenzen (Fig. 533). Auf diese Weise wird das primäre Vorderhirnbläschen (Prosencephalon) noch in zwei weitere Abteilungen zerlegt, in die Anlagen für das Großhirn (*gh*) und für das Zwischenhirn (*zh*) oder in Telencephalon und Diencephalon (Fig. 535 *T* u. *D*). Mit der Basis des letzteren sind die beiden Sehnerven verbunden.

Die Großhirnanlage zeichnet sich durch ein sehr rasches Wachstum aus und beginnt bald alle übrigen Teile des Gehirns an Größe zu

überflügeln. Vorher wird sie noch in eine linke und eine rechte Hälfte zerlegt. Es wächst nämlich von dem das Nervenrohr einhüllenden Bindegewebe ein Fortsatz, die spätere große Hirnsichel (Falx cerebri) in der Medianebene von vorn und oben der Großhirnanlage entgegen und stülpt ihre obere Wand nach abwärts tief ein. Die beiden so entstandenen, an der Basis verbundenen Hälften (Fig. 536 *hms*), welche eine mehr flache mediane und eine konvexe äußere Fläche zeigen, heißen die beiden Hemisphärenbläschen, da sie die Grundlage für die beiden Großhirnhemisphären abgeben.

Am dritten Hirnbläschen (Rhombencephalon), das auf frühen Embryonalstadien den längsten Abschnitt des Hirnrohres darstellt, erfährt die obere Wand in großer Ausdehnung eine erhebliche Verdünnung (Fig. 533 *rf*, Fig. 534 *R*) mit Ausnahme eines kleinen Bezirks (Fig. 533 *kh*) unmittelbar hinter der Einschnürung, durch die es vom Mittelhirnbläschen (*mh*) (Mesencephalon) abgegrenzt wird. Dadurch ist es möglich, auch hier schon die Anlagen für zwei später scharf gesonderte Hirnabschnitte zu unterscheiden: 1. die Anlage für das Kleinhirn (Metencephalon) (Fig. 533 *kh*, Fig. 535 *Mt*), und 2. die Anlage für das verlängerte Mark (Myelencephalon) (Fig. 533 *nh*, Fig. 535 *Ml*).

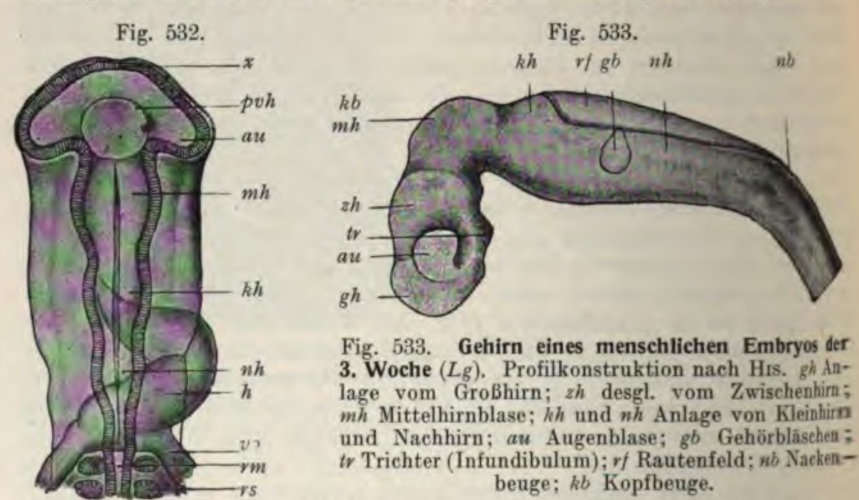


Fig. 533. **Gehirn eines menschlichen Embryos der 3. Woche** (*Lg*). Profilkonstruktion nach His. *gh* Anlage vom Großhirn; *zh* desgl. vom Zwischenhirn; *mh* Mittelhirnblase; *kh* und *nh* Anlage von Kleinhirn und Nachhirn; *au* Augenblase; *gb* Gehörbläschen; *tr* Trichter (Infundibulum); *rf* Rautenfeld; *nb* Nackenbeuge; *kb* Kopfbeuge.

Fig. 532. **Kopf eines während 58 Stunden bebrüteten Hühnerembryos in der Rückenlage bei durchfallendem Licht.** 40fach vergrößert. Nach Mihalkovics. *x* vordere Wand des primären Vorderhirnbläschens, welche sich später zum Großhirn ausstülpt; *pvh* primäres Vorderhirnbläschen; *au* Augenblase; *mh* Mittelhirnbläschen; *kh* Kleinhirnanlage; *nh* Nachhirn; *h* Herz; *vo* Vena omphalo-mesenterica; *rm* Rückenmark: *rs* Rückensegment.

Die einzelnen durch Einschnürung und Ausstülpung, sowie durch ungleiche Verdickung der Wandungen hervorgerufenen Abschnitte des Hirnrohrs setzen sich in der Folgezeit noch schärfer voneinander ab, indem sie ihre Lage verändern.

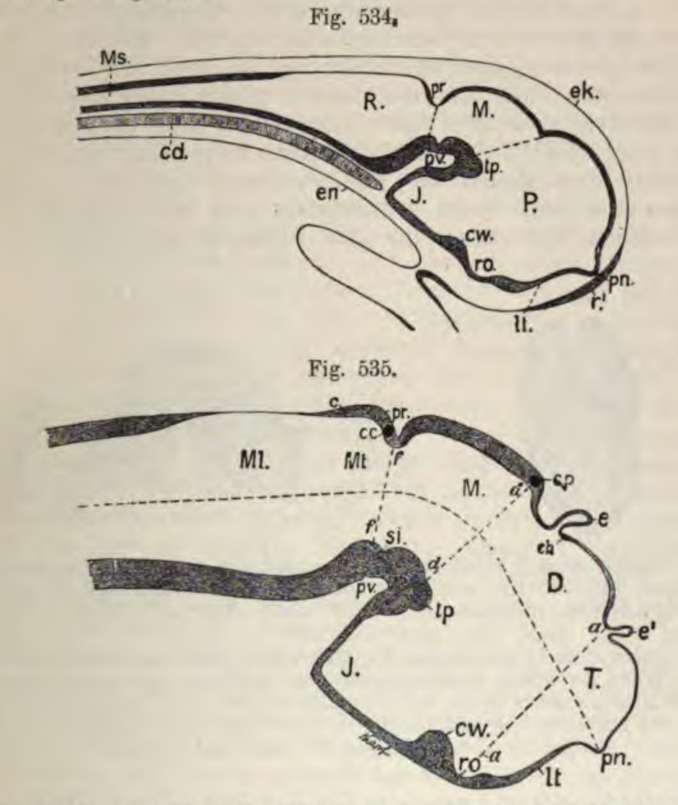
Anfangs lagern die durch die ersten Einschnürungen entstandenen drei Hirnbläschen in einer geraden Linie hintereinander (Fig. 532) über der Chorda dorsalis, welche aber nur bis zum vorderen Ende des Mittelhirnbläschens reicht, wo sie zugespitzt aufhört. Von dem Augenblick aber, wo sich die Augenblasen abzuschnüren beginnen, verstellen sie sich in der Weise, daß die sie verbindende Längsachse starke, charakte-

tische Krümmungen erfährt, welche als **Kopf-**, **Brücken-** und ckenbeuge unterschieden werden (Fig. 533 *kb*, *nb*).

Die Ursache für die Entstehung der Krümmungen, die für die rnanatomie gleichfalls von grundlegender Bedeutung sind, ist wohl erster Linie in einem stärkeren Längenwachstum zu suchen, durch lches sich das Hirnrohr namentlich in seiner dorsalen Wand vor n umgebenden Teilen auszeichnet. Wie His durch Messungen festtellt hat, nimmt die Gehirnanlage um mehr als das Doppelte an nge zu, während das Rückenmark sich nur um den sechsten Teil ner Länge vergrößert.

Fig. 534.

Fig. 535.



534 und 535. **Zwei Schemata von der embryonalen Gliederung des Nervenrohres.** Nach Kupffer.
Fig. 534. **Schema von dem dreigliederigen Stadium.**
Fig. 535. **Schema von dem fünfgliederigen Stadium.**
Prosencephalon; *M* Mesencephalon; *R* Rhombencephalon; *T* Telencephalon; Diencephalon; *Mt* Metencephalon; *Ml* Myelencephalon; *pn* Processus neurocus; *lt* Lamina terminalis; *ro* Recessus opticus; *J* Infundibulum; *tp* Tuberculum erius; *pv* Plica encephali ventralis; *pr* Plica rhombo-mesencephalica; *Ms* Mea spinalis; *r* unpaare Riechplacode; *e'* Paraphysis; *e* Epiphysis; *c* Cerebellum; Sulcus intraencephalicus posterior; *ch* Commissura habenularis; *cp* Commissura erior; *cc* Commissura cerebellaris; *aa* Grenze zwischen Telencephalon und Diencelon; *dd* Grenze zwischen Diencephalon und Mesencephalon; *ff* Grenze zwischen Mesencephalon und Metencephalon.

Die **Kopfbeuge** (Fig. 533 *kb*) entwickelt sich am frühzeitigsten. r Vorderhirnboden senkt sich ein wenig nach abwärts, um das vordere de der Chorda dorsalis (Fig. 534 *cd*) herum und bildet zuerst einen

rechten, später sogar einen spitzen Winkel (Fig. 533 und 537) mit dem dahinter gelegenen Teile der Hirnbasis. Infolgedessen kommt jetzt das Mittelhirnbläschen (Fig. 537 *mh*) am höchsten zu liegen und bildet einen Höcker, der an der Oberfläche des Embryos weit hervorsieht und als Scheitelhöcker bezeichnet wird (Fig. 399 *s*).

Weniger bedeutend ist die Nackenbeuge, welche sich an der Grenze zwischen Nachhirn und Rückenmark einstellt (Fig. 533 *nb*). Sie ruft auch eine nach außen hervortretende Krümmung, den sogenannten Nackenhöcker, bei den Embryonen der höheren Wirbeltiere hervor (Fig. 533).

Sehr hochgradig ist wieder die dritte Krümmung, welche von Kölliker als die Brückenbeuge (Fig. 537 *bb*) bezeichnet worden ist, weil sie in der Gegend der späteren Varolsbrücke entsteht. Sie unterscheidet sich auch von den beiden zuerst beschriebenen Krümmungen dadurch, daß ihre Konvexität nicht nach dem Rücken des Embryos, sondern nach der ventralen Seite zu gerichtet ist. Sie bildet sich zwischen dem Boden der Kleinhirnanlage und des verlängerten Markes aus und stellt einen ventralwärts weit hervorragenden Wulst dar, an welchem sich später die queren Fasern der Varolsbrücke anlegen.

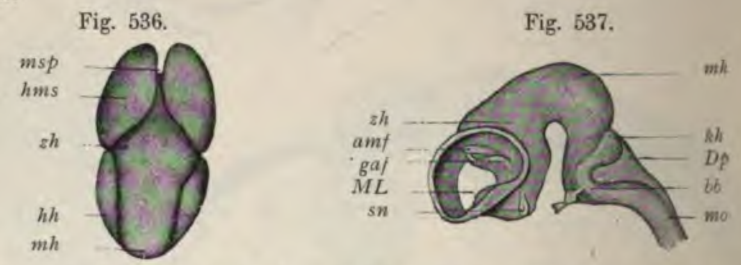


Fig. 536. **Gehirn eines 7 Wochen alten menschlichen Embryos, vom Scheitel betrachtet.** Nach Mihalkovics. *msp* Mantelspalte, in deren Grund man die embryonale Schlußplatte sieht; *hms* linke Hemisphäre; *zh* Zwischenhirn; *mh* Mittelhirn; *hh* Hinter- und Nachhirn.

Fig. 537. **Gehirn eines 16 mm langen Kaninchenembryos in der linken Seitenansicht. Die äußere Wand des linken Großhirnmantels ist entfernt.** Nach Mihalkovics. *sn* Sehnerv; *ML* Monrosches Loch; *agf* Adergeflechtsfalte; *amf* Ammonsfalte; *zh* Zwischenhirn; *mh* Mittelhirn (Scheitelbeuge); *kh* Kleinhirn; *Dp* Deckplatte des 4. Ventrikels; *bb* Brückenbeuge; *mo* Medulla oblongata.

Die Größe der Krümmungen ist bei den einzelnen Klassen der Wirbeltiere eine sehr verschiedene. So ist die Kopfbeuge bei niederen Wirbeltieren (den Cyclostomen, Fischen, Amphibien) sehr gering ausgesprochen, viel stärker dagegen bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren; namentlich aber sind beim Menschen, welcher das voluminöseste Gehirn besitzt, alle Krümmungen in sehr hohem Grade ausgeprägt.

Die drei Hirnblasen geben die Grundlage für eine naturgemäße Einteilung des Gehirns ab; auf sie lassen sich seine verschiedenen Hauptabschnitte zurückführen; denn wie das Studium der weiteren Entwicklung lehrt, gehen aus dem Nachhirnbläschen die Medulla oblongata, der Wurm, die Kleinhirnhemisphären und die Varolsbrücke hervor; aus dem Mittelhirnbläschen entstehen die Hirnschenkel und Vierhügel; das primäre Vorderhirnbläschen aber liefert das Zwischenhirn mit dem Trichter, der Zirbel, den Sehhügeln, sowie die beiden Großhirnhemisphären.

Bei dieser Umgestaltung werden die Hohlräume des primären Hirnrohres zu den sogenannten Ventrikeln des Gehirns. Aus dem Hohlraume des dritten Bläschens leitet sich der 4. Ventrikel oder die Rautengrube ab, aus dem Hohlraume des Mittelhirnbläschens der Aquaeductus Sylvii, aus dem Hohlraume des primären Vorderhirnbläschens der 3. Ventrikel und die beiden Seitenventrikel, die auch als 1. und 2. Ventrikel bezeichnet werden.

Eine kurze Skizze wird genügen, um zu zeigen, in welcher Weise sich die wichtigsten Hirnteile aus den drei blasenförmigen Anlagen entwickeln und wie hierbei histologische und morphologische Sonderungen auf das mannigfaltigste ineinander greifen.

In histologischer Hinsicht bestehen ursprünglich die Wände der Bläschen in gleicher Weise, wie das Medullarrohr, überall aus dicht gedrängten, spindelförmigen Zellen, deren lebhafte Vermehrung hauptsächlich von der an die Ventrikel angrenzenden Oberfläche ausgeht (vgl. hierzu auch S. 535). Das Zellenmaterial erfährt hier und dort ungleiche Veränderungen. An einigen Stellen behalten die Zellen ihren epithelialen Charakter bei und liefern 1. an der Decke des Zwischen- und Nachhirns den epithelialen Überzug der Adergeflechte, 2. das die Ventrikel des Hirns auskleidende Ependym, 3. follikelartige Gebilde, wie die Zirbel (Fig. 544). Am größten Teile der Wandung der drei Hirnbläschen vermehren sich die Zellen in außerordentlichem Maße und wandeln sich zu kleineren und größeren Lagern von Ganglienzellen und Nervenfasern um. Die Verteilung der so entstandenen, grauen und weißen Substanz zeigt an den Hirnblasen nicht mehr das gleichförmige Verhalten wie am Rückenmark. Eine Übereinstimmung gibt sich nur darin kund, daß sich in jedem Hirnteil graue Kerne finden, die, wie die vorderen und die hinteren grauen Rückenmarkssäulen, von einem Mantel weißer Substanz umhüllt werden. Dazu gesellen sich aber an den zwei zur größten Entfaltung gelangten Hirnteilen graue, ganglienzellenhaltige Schichten, die einen oberflächlichen Überzug, die graue Rinde des Groß- und Kleinhirns, liefern. Hierdurch wird an einzelnen Hirnpartien die weiße Substanz zum Kern (Nucleus medullaris), die graue zur Hülle, ein Verhältnis, in welchem sich ein wichtiger Unterschied dem Aufbau des Rückenmarks gegenüber ausspricht.

Die morphologische Sonderung des Gehirns beruht auf dem sehr ungleichen Wachstum sowohl der einzelnen drei Blasen, als auch verschiedener Strecken ihrer Wandung. Hinter der übermächtigen Entfaltung der Hemisphärenbläschen z. B. bleiben die übrigen Abschnitte weit zurück und machen im Vergleich zu jenen nur einen kleinen Bruchteil der gesamten Hirnmasse aus (Fig. 538 u. 540). Sie werden von ihnen von oben und von der Seite überwachsen und wie von einem Mantel umhüllt, so daß sie nur an der Hirnbasis unbedeckt und sichtbar bleiben. Sie werden daher als Hirnstamm nebst einem kleinen, an der Basis gelegenen Teile des Großhirns zusammengefaßt und dem übrigen Hauptteil des Großhirns, welcher dann den Hirnmantel bildet, gegenübergestellt.

Das ungleiche Wachstum der Hirnwandungen äußert sich in dem Auftreten verdickter und verdünnter Stellen, in der Ausbildung besonderer Nervenstränge (Pedunculi cerebri, cerebelli usw.), in der Ausbildung größerer und kleinerer Lager von Ganglienzellen (Thalamus opticus, Corpus striatum). Hierbei zeigt sich auch das im 4. Kapitel ausführlich besprochene Prinzip der Faltenbildung

in eigenartiger Weise durchgeführt, und zwar an den Großhirn- und Kleinhirnhemisphären mit Einschluß des Wurmes, also an den beiden Hirnteilen, die an ihrer Oberfläche mit grauer Rinde überzogen sind. Wie man aus einer großen Reihe von Erscheinungen schließt, hängt die Leistungsfähigkeit des Groß- und Kleinhirns mit der Ausdehnung der grauen Rinde und der in ihr regelmäßig angeordneten Ganglienzellen zusammen. Hieraus erklärt sich die sehr bedeutende Oberflächenvergrößerung, welche am Groß- und Kleinhirn durch eine etwas verschiedenartige Faltenbildung herbeigeführt wird. Am Großhirn erheben sich vom Marklager der Hemisphären (Centrum semiovale) breite Leisten (Gyri), welche, in mäandrischen Windungen verlaufend, das charakteristische Relief der Oberfläche erzeugen (Fig. 556). Am Kleinhirn sind die zahlreichen, vom Markkern ausgehenden Leisten schmal, parallel zueinander angeordnet und mit kleineren Nebenleisten 2. und 3. Ordnung besetzt, so daß ihr Querschnitt baumförmige Figuren ergibt (Arbor vitae).

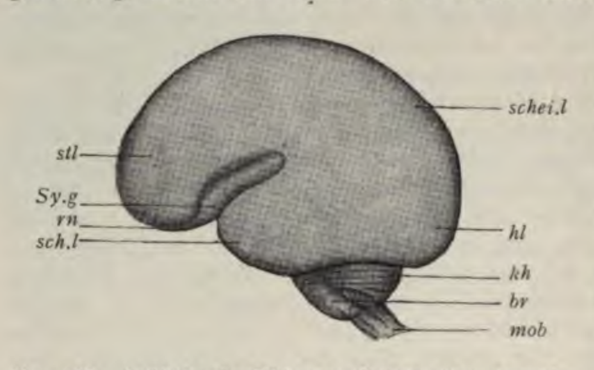


Fig. 538. **Seitliche Ansicht vom Gehirn eines menschlichen Embryos aus der ersten Hälfte des 5. Monats.** Natürliche Größe. Nach Mihalkovics. *Stl* Stirnlappen; *schei.l* Scheitellappen; *hl* Hinterhauptslappen; *schl.l* Schläfenlappen; *Sy.g* Sylvische Grube; *rn* Riechnerv; *kh* Kleinhirn; *br* Brücke; *mob* Medulla oblongata.

Wenn wir nach diesen Vorbemerkungen die Umbildungen der drei Bläschen in das Auge fassen, so wollen wir an jedem, wie es Mihalkovics in seiner Monographie der Gehirnentwicklung durchgeführt hat, vier Abschnitte als Boden, Decke und Seitenteile unterscheiden und mit dem letzten Bläschen beginnen, da es sich in seinem Bau am meisten an das Rückenmark anschließt. Behufs genauerer Abgrenzungen kann man noch außerdem an den Seitenwandungen in derselben Weise wie am Rückenmark eine dorsale und eine ventrale Längszone (His, Minot) unterscheiden.

a) Umwandlung des primären Hinterhirnbläschens (Rhombencephalon).

Das Hinterhirnbläschen zeigt am Anfang seiner Entwicklung (beim Huhn am 2. und 3. Tage) sehr regelmäßige und recht charakteristische Einfaltungen seiner Seitenwandungen, durch welche es in mehrere kleinere, hintereinander gelegene Abteilungen geschieden wird. Da diese später, scheinbar ohne Spuren zu hinterlassen, wieder verschwinden, wurde ihnen von älteren Forschern (Remak) eine größere Bedeutung nicht beigelegt, wie es in jüngster Zeit von mehreren Seiten geschehen ist. Rabl, Beraneck, Zimmermann, Kupffer, Orr, McClure u. a. erblicken in ihnen eine Segmentierung des Hirnrohres, die zum Austritt gewisser Hirnnerven in Beziehung stehe und für die Frage nach der Segmentierung des gesamten Kopfabschnittes wichtig sei. Auffallend ist allerdings die große Regelmäßigkeit, mit welcher solche Falten, wie es scheint, auf einer bestimmten Periode der Hirnentwicklung

in allen Klassen der Wirbeltiere gebildet werden. Bei Fischen, Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren, unter ihnen auch beim Menschen, sind sie in gleicher Weise beobachtet worden. Schön ausgeprägt sind sie in Fig. 539, einem Frontalschnitt durch das Hirnbläschen eines Hühnerembryos, zu sehen. Die nach dem 4. Ventrikel gekehrte innere Kontur der Hirnwand zeigt fünf Ausbuchtungen, die kleine Abschnitte einer Kreislinie darstellen und durch scharf vorspringende Kämme (*k*) gegeneinander abgesetzt sind. Der zwischen zwei Kämmen gelegene Abschnitt der Hirnwand wird jetzt gewöhnlich mit einem von ORR eingeführten Namen als Neuromer bezeichnet.

An der äußeren Oberfläche sind die Neuromeren nur wenig gegeneinander abgegrenzt durch seichte Furchen (*f*) in der Gegend, wo sich nach innen die Kämme erheben. Auch in der Hirnwand selbst macht sich eine gewisse Abgrenzung bemerkbar in der Form von feinen, hellen Linien, die von den äußeren Furchen ausgehend sich oft bis in die Nähe der inneren Kanten verfolgen lassen und wohl dadurch hervorgerufen sind, daß hier die ovalen, dicht gedrängten und überhaupt in jedem Segment regelmäßig angeordneten Zellenkerne fehlen. Die Segmentierung ist allein auf die Seitenwandungen beschränkt, an der Decke und dem Boden fehlt sie.

Fast genau dasselbe Bild, wie es eben vom Hühnerembryo beschrieben wurde, gibt uns ein Frontalschnitt durch das Hinterhirnbläschen eines sehr jungen menschlichen Embryos, welcher in Fig. 588 auf S. 604 dargestellt ist.

Nach ORR und McCLURE soll von jedem Neuromer ein Nervenpaar entspringen. Wenn sich dies bestätigen sollte, würde die am Anfang der Entwicklung wahrnehmbare Neuromerie eine hohe morphologische Bedeutung besitzen und der im mittleren Keimblatt ausgebildeten Segmentierung an die Seite zu stellen sein und ihr wohl auch in der Anzahl der Segmente entsprechen.

Durch die Befunde am Hinterhirnbläschen veranlaßt, haben einzelne Forscher auch an den zwei anderen Bläschen nach einem segmentalen Aufbau gesucht. Am Vorderhirnbläschen werden ihrer zwei, am Mittelhirnbläschen zwei bis drei beschrieben (McCLURE, KUPFFER, OSCAR SCHULTZE). Zurzeit scheint mir indessen die ganze Frage nach der Neuromerie des Hirnrohres noch nicht genügend aufgeklärt zu sein. Nicht nur muß die Zahl der einzelnen Segmente, über welche verschiedene Angaben vorliegen, sondern auch ihre weitere Umbildung und ihre Beziehung zu den Ursprungsgebieten

Fig. 539. **Frontalschnitt durch den hinteren Teil des Hirnrohres eines jungen Hühnerembryos.** *mh* Hohlraum des Mittelhirnbläschens; *hh* vorderer engerer Abschnitt der Höhlung des Hinterhirnbläschens, das in seinem dahinter gelegenen, weiteren Abschnitt die Neuromerie zeigt; *k* Kante, durch welche ein Neuromer vom anderen an der inneren Oberfläche abgegrenzt wird; *f* Grenzfurche der Neuromeren an der Außenfläche und davon ausgehende helle Linie; *hb* Hörbläschen; *bl* Blutgefäße; *c* Übergang des 4. Ventrikels in den Zentralkanal des Rückenmarkes.

der Kopfnerven und zu den Mesodermsegmenten noch genauer festgestellt werden. (Man vergleiche hierüber auch die Untersuchung von NEAL.)

Aus dem primären Hinterhirnbläschen sondern sich im Laufe der Entwicklung das verlängerte Mark und das Kleinhirn mit der Brücke.

a) Das verlängerte Mark (Myelencephalon, Fig. 535 *Ml*) entwickelt sich aus dem hinteren, bedeutend längeren Abschnitt des Hinterhirnbläschens. Frühzeitig treten hier Boden und Seitenwandungen in einen Gegensatz zur Decke. Die beiden ersteren (Fig. 540 u. 541) verdicken sich beträchtlich durch Anbildung von Nervensubstanz und sondern sich (beim Menschen im 3.—6. Monat) jederseits in äußerlich erkennbare, weil durch Furchen geschiedene Stränge, welche mit gewissen Modifikationen die Fortsetzungen der bekannten drei Stränge des Rückenmarks sind. Die Decke des Bläschens (Fig. 533 *rf* u. 542 *Dp*) erzeugt dagegen keine Nervensubstanz, behält ihre epitheliale Struktur bei, verdünnt sich noch mehr und stellt beim Erwachsenen eine einfache Lage platter Zellen dar. Diese bildet den einzigen Verschluß des von oben nach unten plattgedrückten Hohlraumes des Nachhirnbläschens, des 4. Ventrikels oder der Rautengrube. Sie legt sich an die untere Fläche der weichen Hirnhaut fest an und erzeugt mit ihr das hintere Adergeflecht (Tela choroidea inferior). Der Name Adergeflecht ist gewählt worden, weil die weiche Hirnhaut in dieser Gegend sehr blutgefäßreich wird und mit zwei Reihen verästelter Zotten in den Hohlraum des Nachhirnbläschens hineinwuchert, immer die dünne Epitheldecke vor sich hertreibend und einfaltend.



Fig. 540. **Gehirn eines menschlichen Embryos aus der ersten Hälfte des 5. Monats in der Medianebene halbiert.** Ansicht der rechten Innenhälfte. Natürl. Größe. Nach MIHALKOVICS. *rn* Riechnerv; *tr* Trichter des Zwischenhirnes; *cma* Commissura anterior; *ML* MONROsches Loch; *frx* Fornix, Gewölbe; *spt* Septum pellucidum, durchsichtige Scheidewand; *bal* Balken (Corpus callosum), welcher nach abwärts am Balkenknie in die embryonale Schlußplatte übergeht; *cmg* Sulcus calloso-marginalis; *fo* Fissura occipitalis; *zw* Zwickel (Cuneus); *fc* Fissura calcarina; *z* Zirbel; *vh* Vierhügel; *kh* Kleinhirn.

Seitlich geht die Deckplatte oder das Epithel des Adergeflechts in die zu Nervenmassen umgewandelten Teile des Hirnbläschens über. Der Übergang wird durch dünne Lamellen weißer Nervensubstanz vermittelt, welche den Rand der Rautengrube als Obex, Taenia, hinteres Marksegel und Flockenstiel umsäumen. Wenn man mit der weichen Hirnhaut auch das hintere Adergeflecht von dem verlängerten Mark abzieht, so wird natürlich die daran haftende Epitheldecke des 4. Ventrikels mit entfernt, und es entsteht der hintere Hirnschlitz älterer Autoren, durch welchen man in das Hohlraumsystem von Hirn und Rückenmark eindringen kann.

β) Das Kleinhirn (Metencephalon, Fig. 535 *Mt*, Fig. 533 *kh*) sondert sich aus dem kleineren vordersten Abschnitt des Hinterhirnbläschens (Fig. 533 *kh*). Es erfahren hier die Seitenwandungen eine ganz außerordentliche Verdickung; dabei rücken sie dorsal und ventral dicht zusammen und verdrängen die Boden- und die Deckplatte vollständig. Sie liefern so einen aus Nervenelementen gebildeten, dicken Substanzring, welcher einen kleinen Hohlraum umschließt, der zum vorderen Teil der Rautengrube wird (Fig. 541 u. 542). Das Kleinhirn entwickelt sich demnach (SCHAPER) aus einer bilateral symmetrischen Anlage. Der Boden des Substanzringes liefert die Brücke (Fig. 542 *bb*), deren Querfaserung im 4. Monat deutlich wird. Namentlich aber wuchert die obere Hälfte des Ringes in ganz außerordentlichem Maße und verleiht dem Kleinhirn sein eigenartiges Gepräge. Zuerst stellt sie einen dicken, quergelagerten Wulst dar (Fig. 541, 542 *kh*), der nach hinten die verdünnte Decke des verlängerten Marks überragt. Im 3. Monat erhält der mittlere Teil des Wulstes durch Einsenkung der Gefäßhaut vier tiefe Querfurchen (Fig. 541) und setzt sich so als Wurm gegen die noch glatt erscheinenden Seitenteile (*kh*) ab. Diese eilen von jetzt ab im Wachstum dem Mittelteil voraus, wölben sich als zwei Halbkugeln zu beiden Seiten hervor und werden, indem sie vom 4. Monat an Querfurchen erhalten, zu den voluminösen Kleinhirnhemisphären.

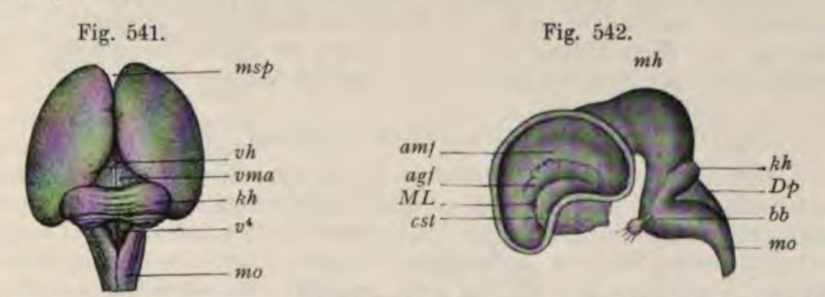


Fig. 541. **Gehirn eines menschlichen Embryos aus der zweiten Hälfte des 3. Monats, von hinten betrachtet.** Natürl. Größe. Nach MIHALKOVICS. *msp* Mantelspalte; *vh* Vierhügel; *vma* Velum medullare anterius; *kh* Kleinhirnhemisphären; *v*⁴ 4. Ventrikel (Rautengrube); *mo* Medulla oblongata.

Fig. 542. **Gehirn eines 5 cm langen Rindsembryos in seitlicher Ansicht.** Die seitliche Wand des Hemisphärenmantels ist abgetragen. Vergrößerung 3/4. Nach MIHALKOVICS. *cst* Streifenhügel; *ML* MONROsches Loch; *agf* Adergeflechtsfalte (Plexus choroideus lateralis); *amf* Ammonsfalte; *kh* Kleinhirn; *Dp* Deckplatte des 4. Ventrikels; *bb* Brückenbeuge; *mo* Medulla oblongata; *mh* Mittelhirn (Scheitelbeuge).

Wo Wurm und Hemisphären in die Deckenteile des verlängerten Marks und des Mittelhirnbläschens übergehen, wird nur wenig Nervensubstanz ausgebildet, und so entstehen dünne Markblättchen, welche einerseits zum hinteren Adergeflecht, andererseits zur Vierhügelplatte (*vh*) den Übergang vermitteln, das hintere und das vordere Marksegel.

b) Umwandlung des Mittelhirnbläschens (Mesencephalon) (Fig. 533, 534, 542).

Das Mittelhirnbläschen ist der konservativste Abschnitt des embryonalen Nervenrohres, der sich am wenigsten

verändert; es läßt beim Menschen nur einen kleinen Hirnteil aus sich hervorgehen. Seine Wandungen verdicken sich ziemlich gleichmäßig um den Hohlraum, der eng und zur Sylvischen Wasserleitung wird. Der Boden mit der unteren Hälfte der Seitenwandung (Grundplatte von His) liefert die Hirnstiele und die Substantia perforata posterior. Die Deckplatte nebst der oberen Hälfte der Seitenwandungen (Flügelplatte von His) (Fig. 541 *vh*) wird zu den Vierhügeln; im 3. Monat erscheint eine Medianfurche und im 5. eine sie rechtwinkelig kreuzende Querfurche.

Während am Beginn der Entwicklung das Mittelhirnbläschen (Fig. 533 u. 542 *mh*) infolge der Krümmungen des Nervenrohrs die höchste Stelle einnimmt und am Kopf den Scheitelhöcker (Fig. 393 *s*) hervorruft, wird es später von oben her von den anderen voluminöser werdenden Hirnteilen, wie Kleinhirn und Großhirn, überwachsen und in die Tiefe an die Basis des Gehirns gedrängt. (Vgl. Fig. 533 *mh* mit Fig. 540 *vh*.)

c) Umwandlung des primären Vorderhirnbläschens (Prosencephalon).

Infolge von Metamorphosen, die schon früh einsetzen und auf S. 537 bereits ihre Darstellung gefunden haben, sondert sich das primäre Vorderhirnbläschen in die Augenblasen und in die Anlagen für das Zwischenhirn und das Großhirn. Die beiden letzteren erfahren Veränderungen, auf welche in diesem Abschnitt noch näher einzugehen ist, während die Entwicklung der Augenblasen in einem besonderen Abschnitt über die Sinnesorgane weiter verfolgt werden wird.

α) Das Zwischenhirn (Diencephalon, Fig. 535 *D*).

Der Abschnitt des primären Vorderhirnbläschens, aus dessen Seitenwandungen sich die Augenblasen ausgestülpt haben, entwickelt sich zum Zwischenhirn. Wie das Mittelhirnbläschen liefert er nur einen verhältnismäßig kleinen Hirnabschnitt, geht aber eine Reihe interessanter Veränderungen ein, da zwei Anhänge von rätselhafter Bedeutung, die Zirbeldrüse und die Hypophyse, an ihm zur Entwicklung kommen.

Am Zwischenhirn wird ebenfalls eine beträchtliche Menge von Nervensubstanz nur an den Seitenwandungen gebildet, die sich dadurch zu den Sehhügeln mit ihren Ganglienlagern verdicken. Zwischen ihnen erhält sich der Hohlraum des Bläschens als enge, senkrechte Spalte, bekannt als 3. Ventrikel; er ist mit der Rautengrube durch die Sylvische Wasserleitung verbunden. Der Bodenteil bleibt dünn und wird frühzeitig nach unten ausgestülpt; er gewinnt so die Form eines kurzen Trichters (Infundibulum) (Fig. 533 u. 540 *tr*), mit dessen Spitze sich die näher zu beschreibende Hypophyse verbindet.

Die Decke zeigt in ihrer Umbildung mit dem entsprechenden Teile des Hinterhirnbläschens (Fig. 540) eine auffällige Übereinstimmung. Sie erhält sich als eine einfache, dünne Epithelschicht, verbindet sich mit der gefäßreichen, weichen Hirnhaut, die wieder zottenförmige Wucherungen mit Gefäßschlingen in den 3. Ventrikel hineinsendet, und stellt mit ihr zusammen das vordere Adergeflecht (Tela choroidea anterior oder superior) dar. Wenn man beim Abziehen der weichen Hirnhaut auch das Adergeflecht entfernt, wird der 3. Ventrikel eröffnet; es entsteht der vordere große Hirnschlitz.

durch welchen man, wie durch die gleichnamige Bildung am verlängerten Mark, in die Hohlräume des Gehirns eindringen kann.

Die Übereinstimmung mit dem verlängerten Mark spricht sich noch in einem weiteren Punkte aus. Wie an diesem sich die Ränder der Deckplatte zu dünnen Markstreifen entwickeln, durch deren Vermittlung der Ansatz an der Seite der Rautengrube erfolgt, so befestigt sich auch hier das Epithel des Adergeflechts auf der Oberfläche der Sehhügel vermittels dünner, aus markhaltigen Nervenfasern bestehender Streifen (Taeniae thalami optici).

Abgesehen vom vorderen Adergeflecht nehmen aus der Decke des Zwischenhirns noch drei eigentümliche Bildungen ihren Ursprung, über welche in den letzten Jahrzehnten eine sehr umfangreiche Literatur erschienen ist.

Die drei Organe, welche so in den Vordergrund des Interesses augenblicklich gerückt sind, werden als Paraphyse, Parietalorgan und Zirbeldrüse oder Epiphyse unterschieden.

Die Entwicklung der Paraphyse, des Parietalorgans, der Epiphyse oder Zirbeldrüse.

Trotz der zahlreichen Untersuchungen sind wichtige Fragen über die Entwicklung der drei Organe, über ihre Vergleichbarkeit in den einzelnen Wirbeltierklassen und insbesondere über ihre funktionelle Bedeutung zurzeit noch als ungelöst zu betrachten. Zu dieser Auffassung ist GAUPP in seiner vortrefflichen, zusammenfassenden Bearbeitung der einschlägigen Literatur in den Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte gelangt. Hier kann nur, ohne auf die noch strittigen Fragen näher einzugehen, ein kurzer Überblick gegeben werden.

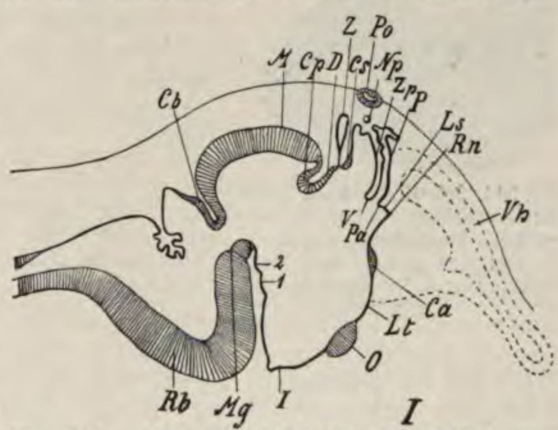


Fig. 543. **Medianschnitt durch das Gehirn eines Embryos von Lacerta vivipara von 1,3 cm Länge.** Nach BURCKHARDT. *Ca* Commissura ant.; *Cb* Kleinhirn; *Cp* Commissura post.; *Cs* Commissura sup.; *D* Schaltstück; *I* Infundibulum; *Ls* Lamina supraneuroporica; *Lt* Lamina terminalis; *M* Mittelhirndach; *Mg* Grenze der Mittelhirnbasis; *Np* Nebenscheitelorgan; *O* Opticus; *P* Paraphyse; *Pa* Ursprung des Plexus hemisphaerium; *Ps* Scheitelorgan; *Rb* Rautenhirnbasis; *Rn* Recessus neuroporicus; *V* Velum; *Vh* Vorderhirn; *Z* Zirbel; *Zp* Zirbelpolster; *1* und *2* die beiden Recessus mammillares.

Die Paraphyse ist eine besonders bei niederen Wirbeltieren vielfach beschriebene Bildung; bei Vögeln und Säugetieren bleibt sie rudimentär oder fehlt ganz. Sie entsteht etwas später als die Zirbel aus der Epitheldecke des Zwischenhirns, und zwar stets vor dem Velum transversum, welches von oben als eine Querfalte in den 3. Ventrikel hineinhängt, wie der Medianschnitt durch das Hirn eines Embryos von Lacerta oder vom Chamäleon (Fig. 543 u. 545) lehrt. Der

nach oben gerichtete Epithelschlauch (*P*) treibt seitliche, gewundene Ausstülpungen, die in den einzelnen Wirbeltierklassen bald spärlicher, bald sehr reichlich entwickelt sind. Letzteres ist namentlich bei den Anuren der Fall, bei denen das Gebilde auch als Adergeflechtsknoten bezeichnet wird und früher für ihre Zirbel gehalten wurde. Infolge seines Reichtums an Blutgefäßen fällt der Knoten durch seine dunkelrote Färbung dem Beobachter leicht in die Augen.

Die Funktion der Paraphyse ist noch wenig aufgeklärt. GAUPP hält sie für einen extraventrikulär entwickelten Plexus choroideus, von dessen Zellen man, wie von den Zellen der Plexus überhaupt, eine sekretorische Funktion erwarten darf.

In ähnlicher Weise, wie vor dem Velum transversum die Paraphyse, entsteht auch hinter ihm, und zwar gewöhnlich etwas früher, eine Ausstülpung, die sich durch ihre große Konstanz in der Reihe der Wirbeltiere auszeichnet; denn sie fehlt keinem einzigen, mit Ausnahme des Amphioxus lanceolatus. Zurzeit ihrer ersten Anlage kann man die Ausstülpung, die am Übergang in die Decke des Mittelhirns oder in die Lamina quadrigemina liegt (Fig. 394 *zf*, Fig. 535 *e*), ihrer Form nach mit einem Handschuhfinger vergleichen und sie Processus pinealis oder Zirbelfortsatz heißen. Ihre weitere Umbildung läßt in den einzelnen Klassen der Wirbeltiere erhebliche Verschiedenheiten erkennen.

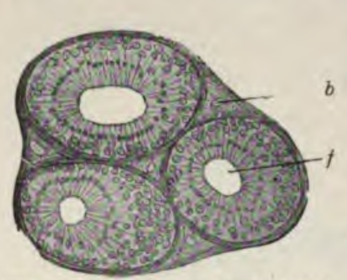


Fig. 544. **Schnitt durch die Zirbel des Truthahnes.** 180fach vergrößert. Nach MIHALKOVICS. *f* Follikel der Zirbel mit ihren Höhlungen; *b* Bindegewebe mit Blutgefäßen.

Bei den Vögeln und Säugetieren geht der Zirbelfortsatz Umwandlungen ein, welche ein Organ von drüsiger, follikulärer Struktur entstehen lassen.

Bei den Vögeln (Fig. 544) erreicht er nie eine so bedeutende Länge wie bei den Selachiern und Reptilien; an seiner Oberfläche treibt er in einem bestimmten Stadium in das umgebende, mit Blutgefäßen reich versehene Bindegewebe Zellsprosse hinein, die sich weiter durch Sprossung vermehren und schließlich in zahlreiche, kleine Follikel zerfallen (Fig. 544 *f*). Diese bestehen aus mehreren Lagen von Zellen, zu äußerst aus kleinen, rundlichen, kugeligen Elementen, zu innerst aus zylindrischen, flimmernden Zellen. Der Anfangsteil des Zirbelfortsatzes wird von der follikulären Umbildung nicht mit betroffen und erhält sich als eine trichterförmige Aussackung an der Decke des Zwischenhirns; mit seinem oberen Ende sind die einzelnen, vom Mutterboden abgeschnürten, follikulären Bläschen durch Bindegewebe verbunden.

Bei Säugetieren findet die Entwicklung in ähnlicher Weise wie beim Huhn statt. Beim Kaninchen entstehen auch Follikel, die zuerst eine kleine Höhlung einschließen, später aber solid werden. Sie sind dann ganz von kugeligen Zellen ausgefüllt, welche eine gewisse Ähnlichkeit mit Lymphkörperchen besitzen. Daher ist von manchen (HENLE) auch die Vermutung ausgesprochen worden, daß man es in der Zirbel mit einem lymphoiden Organ zu tun habe, eine Vermutung, die indessen durch das Studium der Entwicklung widerlegt wird, denn die Follikel sind genetisch rein epitheliale Bildungen.

Beim Erwachsenen kommt es im Innern der einzelnen Follikel zur Abscheidung von Konkrementen, dem Hirnsand (Acervulus cerebri).

Beim Menschen zeigt die Zirbel, die in der 5. Woche aufzutreten beginnt (His), noch hinsichtlich ihrer Lage eine Eigentümlichkeit. Während ursprünglich der Zirbelfortsatz mit seinem freien Ende nach vorn gerichtet ist und sich in dieser Stellung auch bei den übrigen Wirbeltieren erhält, gewinnt er beim Menschen eine entgegengesetzte Stellung, indem er sich nach rückwärts auf die Oberfläche der Vierhügelplatte herüberlegt. Währscheinlich hängt dies damit zusammen, daß durch die übermächtige Entwicklung des Balkens die Drüse zurückgedrängt wird.

Bei Petromyzonten, Selachiern, Ganoiden und Teleostiern, bei Anuren und Reptilien legt sich ein Zirbelschlauch hinter dem Velum transversum gleichfalls an, gibt aber hier noch einem eigentümlichen Gebilde den Ursprung, welches weit abseits vom Zwischenhirn, zuweilen dicht unter die äußere Haut zu liegen kommt und seiner Lage nach als Parietalorgan bezeichnet werden kann. Seine Entwicklung zeigt Modifikationen, wodurch Gaupp veranlaßt worden ist, zwei Kategorien von Parietalorganen zu unterscheiden.

Im einen Fall erweitert sich das Ende des Epiphysenschlauches zu einem Bläschen, das sich entweder von ihm ganz ablöst oder durch einen langen, dünnen Stiel in Verbindung bleibt; im anderen Fall entsteht an der Basis des Zirbelschlauches aus seiner vorderen Wand oder sogar erst dicht vor ihr aus der Decke des Zwischenhirns eine kleine Ausstülpung, die sich als Bläschen abschnürt und zum Parietalorgan wird. Letzteres haben Beraneck u. a. von der Blindschleiche und der Eidechse beschrieben. Mit der verschiedenen Entwicklungsweise hängt auch eine etwas abweichende Art der Innervierung zusammen. Das aus dem Ende des Epithelschlauches entstandene Parietalorgan ist durch einen Zug von Nervenfibrillen, den Tractus pinealis, mit der Commissura posterior verbunden. Das vor dem Zirbelschlauch gebildete Parietalorgan wird durch den Tractus parietalis innerviert, der zur Commissura superior und zum Ganglion habenulae zieht und sich später zurückzubilden scheint. Uns scheinen diese Verschiedenheiten der Entwicklung und Innervation, welche übrigens bei zahlreicheren Arten noch genauer untersucht zu werden verdienten, keinen genügenden Grund abzugeben, um zwei verschiedene Arten von Parietalorganen zu unterscheiden, wie es manche Forscher für erforderlich halten. Auch Gaupp nimmt trotz der oben hervorgehobenen Unterschiede eine Zusammengehörigkeit aller Parietalorgane an.

Indem ich es unterlasse, noch weiter auf diese und andere strittige Fragen näher einzugehen, beschränke ich mich auf die kurze Beschreibung einiger besonders interessanter Befunde, zu welchen das Studium der Parietalorgane, besonders bei den Reptilien, geführt hat.

Bei den Selachiern erreicht der Zirbelfortsatz nach den Untersuchungen von Ehlers beim erwachsenen Tiere eine ungewöhnliche Länge; er schwillt an seinem blind geschlossenen Ende zu einem bläschenförmigen Parietalorgan an, welches bis an die Hautoberfläche hervorragt, indem es die Schädelkapsel durchbohrt. Bei manchen Haien, wie bei Acanthias und Raja, ist das blasenförmige Ende in einen Kanal der Schädelkapsel selbst eingeschlossen, bei anderen liegt es außerhalb, zwischen der Schädelkapsel und der Lederhaut. Das Ende des Bläschens

steht mit dem Zwischenhirn durch einen langen, dünnen Kanal in Verbindung.

Sehr mannigfachen Verhältnissen begegnet man bei den Reptilien, wie zuerst die ausgedehnten Untersuchungen von SPENCER gelehrt haben; auch bei ihnen ist das Parietalorgan weit ab vom Zwischenhirn entweder unter der Epidermis gelegen oder in einer Öffnung der Schädeldecke, welche sich im Scheitelbein findet und als Foramen parietale bezeichnet wird (Fig. 545). Seine Lage läßt sich am Kopf des lebenden Tieres in vielen Fällen leicht bestimmen, weil hier die Hornschuppen eine besondere Beschaffenheit und Form gewinnen und vor allen Dingen durchsichtig sind.

In der besonderen Gestaltung des Organs sind im wesentlichen drei Typen zu unterscheiden.

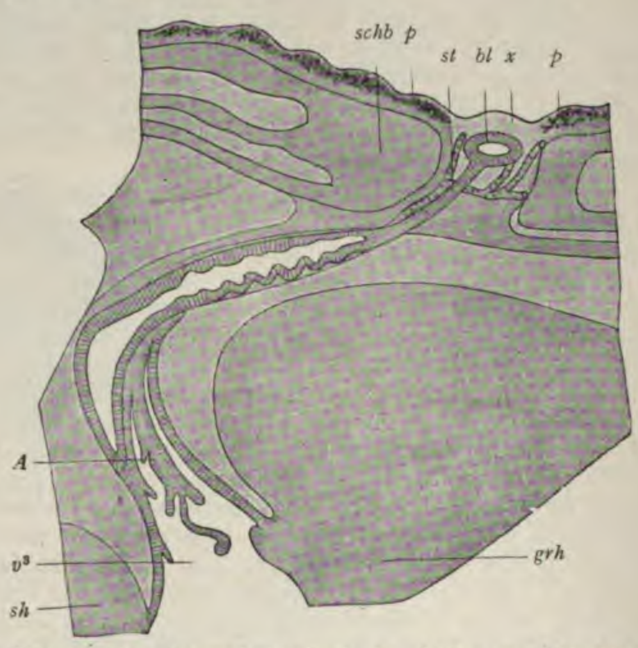


Fig. 545. **Schematischer Längsschnitt durch das Gehirn von Chamaeleon vulgaris mit der Zirbel, die in drei Abschnitte, einen blasenartigen, strangartigen und schlauchartigen, gesondert ist.** Nach BALDWIN SPENCER. *schb* Scheitelbein mit dem Foramen parietale; *p* Pigment der Haut; *st* strangartiger, mittlerer Abschnitt der Zirbel; *bl* blasenartiger Endabschnitt der Zirbel; *x* durchsichtige Stelle der Haut; *grh* Großhirn; *sh* Sehhügel; v^3 3. Ventrikel, der sich nach oben in den schlauchartigen Anfangsteil (*A*) der Zirbel fortsetzt.

Bei manchen Reptilien, z. B. bei Platydactylus, ist die Zirbeldrüse wie bei den Haien beschaffen. Ein peripheres, kleines Bläschen, das im Foramen parietale eingeschlossen und von flimmernden Zylinderzellen ausgekleidet ist, hängt durch einen langen, hohlen Stiel mit der Decke des Zwischenhirns zusammen.

Bei anderen Reptilien, wie beim Chamäleon, beobachtet man (Fig. 545): erstens ein kleines, geschlossenes Bläschen (*bl*), das unter einer durchsichtigen Schuppe (*x*) im Foramen parietale liegt und von Flimmerepithel ausgekleidet ist, zweitens einen von ihm ausgehenden soliden Strang (*st*), der aus Fasern und spindligen Zellen besteht und

mit dem embryonalen Sehnerv eine gewisse Ähnlichkeit besitzt und, drittens einen hohlen, trichterförmigen Fortsatz (*A*) der Zwischenhirndecke, welcher noch hier und da buchtige Erweiterungen zeigt und aus dem unteren Abschnitt des Zirbelschlauches hervorgegangen ist.

Bei einer dritten Abteilung von Reptilien, bei Hatteria, Monitor, bei der Blindschleiche und bei der Eidechse, erfährt das Parietalorgan eine auffallende Umbildung, durch welche es mit dem Auge mancher wirbelloser Tiere eine gewisse Ähnlichkeit erhält. So ist bei Hatteria (Fig. 546) derjenige Abschnitt der Blasenwand, welcher der Körperoberfläche am nächsten liegt, zu einem linsenartigen Körper (*l*), der gegenüber befindliche, in den faserigen Strang (*st*) übergehende Wandteil dagegen zu einer retinaähnlichen Bildung (*r*) umgestaltet worden. Die Linse (*l*) ist dadurch entstanden, daß sich an der vorderen Wand der Blase die Epithelzellen zu Zylinderzellen und einkernigen Fasern verlängert und dabei einen mit konvexer Fläche in die Höhle der Blase vorspringenden Hügel hervorgerufen haben. Am hinteren Abschnitt sind die Epithelzellen in verschiedene Schichten gesondert, von denen sich die innerste durch reichlichen Gehalt an Pigment auszeichnet. Zwischen die pigmentierten Zellen sind andere eingebettet, die sich den Stäbchen der Sehzellen des paarigen Auges bei Wirbeltieren vergleichen lassen und nach abwärts mit Nervenfasern in Zusammenhang zu stehen scheinen.

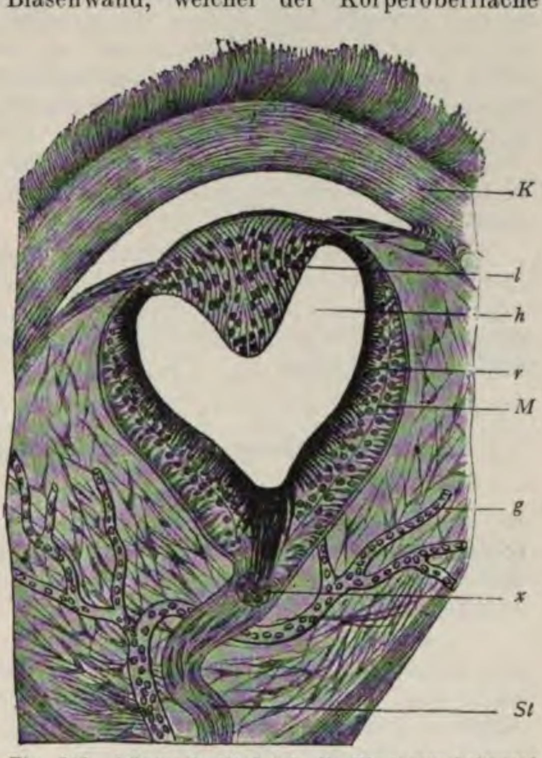


Fig. 546. **Längsschnitt durch die Bindegewebskapsel mit dem Pinealauge von Hatteria punctata.** Schwach vergrößert. Nach Baldwin Spencer. Der vordere Teil der Kapsel füllt das Scheitelloch (Foramen parietale) aus. *K* bindegewebige Kapsel; *l* Linse; *h* mit Flüssigkeit gefüllte Höhle des Auges; *r* retinaähnlicher Teil der Augenblase; *M* Molekularschicht der Retina; *g* Blutgefäße; *x* Zellen im Stiel des Pinealauges; *St* dem Sehnerv vergleichbarer Stiel des Pinealauges.

Viele Forscher, die sich mit der Zirbeldrüse beschäftigt haben, wie Rabl-Rückhardt, Ahlborn, Spencer, Beraneck u. a., sind denn auch der Ansicht, daß man das Parietalorgan als ein unpaares Auge deuten müsse, welches sich in manchen Klassen, wie z. B. bei den Reptilien, in einem leidlichen Grade erhalten zeigt, bei den meisten Wirbeltieren dagegen in Rückbildung begriffen ist. Man hat es daher auch geradezu das Parietalauge genannt.

Daß wir es bei den Reptilien mit einem Organ zu tun haben, das auf Licht reagiert, erscheint nicht unwahrscheinlich, wenn man in Betracht zieht, daß an der Stelle des Schädels, wo das Foramen parietale liegt, infolge der Durchsichtigkeit der Hornschüppchen Lichtstrahlen durch die Haut hindurchzudringen vermögen. Auch spricht hierfür die Anwesenheit des linsenförmigen Körpers und des Pigments. Ob aber das Organ zum Sehen oder nur dazu dient, Wärmeeindrücke zu vermitteln, ob es also mehr ein Wärmeorgan als ein Auge ist, muß augenblicklich wohl dahingestellt bleiben. Noch mehr aber ist es eine offene Frage, ob das Wärmeorgan eine Bildung ist, die sich als eine besondere Einrichtung nur an dem Zirbelfortsatz der Reptilien, wie z. B. das Hörbläschen am Schwanz von Mysis, einer Crustacee, entwickelt hat, oder ob es eine ursprünglich allen Wirbeltieren gemeinsame Einrichtung darstellt. In diesem Falle müßten weit verbreitete Rückbildungsprozesse angenommen werden. Denn bis jetzt ist bei den höheren Wirbeltierklassen etwas Ähnliches wie bei den Reptilien nicht aufgefunden worden.

Wie die Bedeutung der Paraphyse, des Parietalorganes und der Zirbel noch rätselhaft ist, so gilt das gleiche von dem Hirnanhang oder der Hypophyse, welche, wie schon oben erwähnt wurde, mit dem Boden des Zwischenhirns, und zwar mit der Spitze des Trichterfortsatzes, verbunden ist.

Die Entwicklung des Hirnanhangs, der Hypophysis.

Die Hypophyse ist ein Organ, welches einen doppelten Ursprung hat. Dies spricht sich auch in ihrem ganzen Aufbau aus, da sie sich aus einem größeren, vorderen, und aus einem kleineren, hinteren Lappen zusammensetzt, die beide in ihren histologischen Eigenschaften grundverschieden sind.

Um ihre erste Anlage zu beobachten, ist es notwendig, auf ein sehr frühes Stadium (Fig. 390) zurückzugehen, in welchem die Mundbucht eben erst entstanden und durch die Rachenhaut (*rh*) von der Kopfdarmhöhle noch getrennt ist. In dieser Zeit ist an den Hirnbläschen bereits die Kopfkrümmung eingetreten, die Chorda dorsalis (*ch*) endet mit ihrer vorderen Spitze unmittelbar an dem Ansatz der Rachenhaut. Vor dem Ansatz liegt nun die Stelle, an welcher sich, wie zuerst Götte und Mihalkovics festgestellt haben, der Hirnanhang (*hp*) entwickelt. Derselbe ist daher ein Produkt des äußeren Keimblattes und nicht, wie früher angegeben wurde, ein Erzeugnis der Kopfdarmhöhle.

Die ersten einleitenden Schritte zur Bildung der Hypophyse geschehen bald nach dem Durchreißen der Rachenhaut (Fig. 391 *rh*, 394 u. 547), von welcher noch einige unbedeutende Reste an der Schädelbasis als die sogenannten primitiven Gaumensegel vorübergehend erhalten sind. Nach vorn von diesen entwickelt sich nun (beim Hühnchen am 4. Tage der Bebrütung, beim Menschen in der 4. Woche, His) eine kleine Ausstülpung, die der Basis des Zwischenhirns (*tr*) entgegenwächst, die Rathkesche Tasche oder die Hypophysentasche (*hy*). Sie vertieft sich darauf, beginnt sich von ihrem Mutterboden abzuschnüren und in ein Säckchen umzugestalten, dessen Wand aus mehreren Lagen von Zylinderzellen zusammengesetzt ist (Fig. 548).

Das Hypophysensäckchen (*hy*) bleibt noch längere Zeit mit der Mundhöhle durch einen engen Gang (*hyg*) in Verbindung. Auf späteren Stadien aber wird die Verbindung bei den höheren Wirbel-

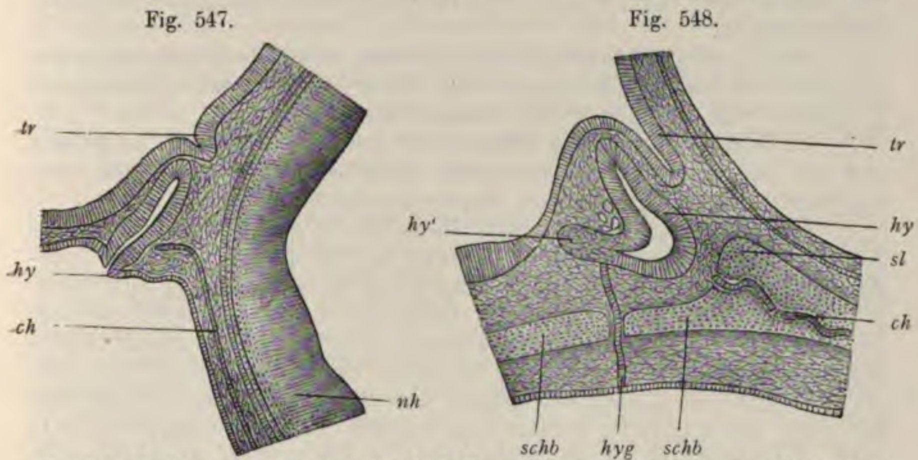


Fig. 547. **Medianer Sagittalschnitt durch die Hypophysis eines 12 mm langen Kaninchenembryos.** 50fach vergrößert. Nach Mihalkovics. *tr* Boden des Zwischenhirns mit Trichter; *nh* Boden des Nachhirnes; *ch* Chorda; *hy* Hypophysentasche.

Fig. 548. **Sagittalschnitt durch die Hypophysis eines 20 mm langen Kaninchenembryos.** 55fach vergrößert. Nach Mihalkovics. *tr* Boden des Zwischenhirnes mit Trichter; *hy* Hypophysis; *hy'* Teil der Hypophysis, an welchem die Bildung der Drüsenschläuche beginnt; *hyg* Hypophysengang; *schb* Schädelbasis; *ch* Chorda; *s* Sattellehne.

tieren gelöst, indem das embryonale Bindegewebe, welches die Grundlage für die Entwicklung des Kopfskeletts hergibt, sich verdickt und das Säckchen von der Mundhöhle weiter abdrängt (Fig. 548 u. 549). Wenn dann in dem Bindegewebe der Verknorpelungsprozeß erfolgt, durch welchen die knorpelige Schädelbasis (*schb*) angelegt wird, kommt das Hypophysensäckchen (*hy*) nach oben von ihr an die untere Fläche des Zwischenhirns (*tr*) zu liegen. Damit ist auch der Zeitpunkt gekommen, in welchem der Hypophysengang (*hyg*), der mittlerweile sein Lumen verloren hat, zu schrumpfen und sich zurückzubilden beginnt (Fig. 549); bei vielen Wirbeltieren indessen, wie bei den Selachiern, erhält er sich zeitlebens und stellt einen hohlen Kanal dar, der die knorpelige

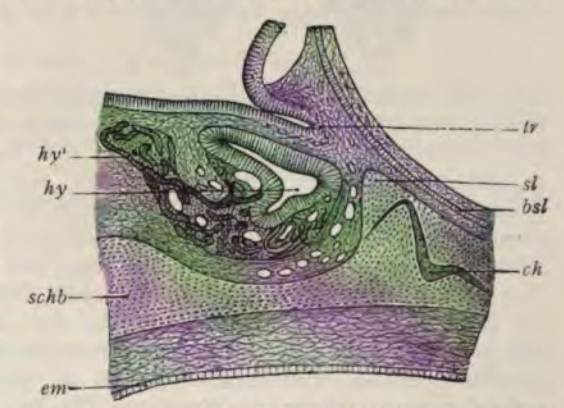


Fig. 549. **Sagittalschnitt durch die Hypophysis eines 30 mm langen Kaninchenembryos.** 40fach vergrößert. Nach Mihalkovics. *tr* Boden des Zwischenhirns mit Trichter; *hy* ursprünglicher, taschenartiger Teil der Hypophysis; *hy'* die aus der Hypophysentasche hervorgesproßten Drüsenschläuche; *sl* Sattellehne; *ch* Chorda; *schb* knorpelige Schädelbasis; *em* Epithel der Mundhöhle; *bsl* Basilararterie.

Schädelbasis durchbohrt und sich mit dem Epithel der Mundschleimhaut verbindet. In außerordentlich seltenen Fällen findet sich auch beim Menschen ein Kanal im Keilbeinkörper erhalten, der von der Sattelgrube zur Schädelbasis führt und eine Verlängerung der Hypophyse aufnimmt (SUCHANNECK).

Dem Hypophysensäckchen ist frühzeitig vom Zwischenhirn (Fig. 547 bis 549) her eine Ausstülpung, der Trichter (*tr*) genannt, entgegengewachsen und hat sich seiner hinteren Wand angelegt.

An dieses erste Stadium schließt sich dann das zweite an, in welchem sich das Säckchen und das anliegende Trichterende zu den beiden oben erwähnten Lappen des fertigen Organes umbilden.

Das Säckchen beginnt (beim Menschen in der zweiten Hälfte des 2. Monats, HIS) von seiner Oberfläche in das umgebende, sehr blutgefäßreiche Bindegewebe hohle Schläuche zu treiben (die Hypophysenschläuche) (Fig. 548, 549 *hy'*). Dieselben lösen sich dann von der Säckchenwandung ab, indem sie ringsum von blutgefäßreichem Bindegewebe eingeschlossen werden. In dieser Beziehung gleicht der Entwicklungsgang im großen und ganzen dem der Schilddrüse, nur daß hier die Stelle der kugeligen Follikel durch schlauchartige Bildungen ersetzt wird. Nachdem sich das ganze Säckchen in eine größere Anzahl kleiner, gewundener, mit engem Lumen versehener Schläuche aufgelöst hat, legt sich der so entstandene Lappen dem unteren Ende des Trichters innig an und wird mit ihm durch Bindegewebe verbunden.

Das Trichterende selbst gestaltet sich bei niederen Wirbeltieren zu einem kleinen Hirnlappen um, in welchem sich auch Ganglienzellen und Nervenfasern nachweisen lassen. Bei den höheren Wirbeltieren dagegen läßt der hintere Lappen der Hypophyse keine Spur von solchen Gewebsteilen erkennen; vielmehr besteht er hier aus dicht nebeneinander gelagerten, spindeligen Zellen, wodurch er eine große Ähnlichkeit mit einem Spindelzellensarkom gewinnt.

β) Das Großhirn (Telencephalon).

Die bedeutendsten Veränderungen, deren Verständnis zum Teil mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden ist, erfährt der Abschnitt des primären Vorderhirnbläschens, der zum Großhirn wird (Fig. 535 *T*); er zerfällt gleich bei seiner Entstehung, wie schon früher (S. 537) erwähnt wurde, in eine linke und eine rechte Abteilung dadurch, daß von vorn und von oben her seine Wandung durch einen senkrechten Fortsatz der bindegewebigen Umhüllung des Gehirns, durch die primitive Sichel, nach unten eingestülpt wird. Die beiden Abteilungen oder die Hemisphärenbläschen (Fig. 550 *hms*) stoßen mit ihren medialen Flächen dicht aneinander, nur getrennt durch die von der Sichel ausgefüllte schmale Mantelspalte (*msp*); sie platten sich gegenseitig ab, während ihre seitlichen und unteren Flächen konvex sind. Plane und konvexe Fläche gehen an der scharfen Mantelkante ineinander über.

Die Hemisphärenblasen haben zuerst dünne, von mehreren Lagen spindeliger Zellen gebildete Wandungen (Fig. 551, 1) und schließen eine jede einen weiten Hohlraum, der sich aus dem Zentralkanale des Nervenrohres herleitet, die Seitenventrikel, ein (Fig. 551). Indem diese von älteren Autoren auch als 1. und 2. Ventrikel gezählt worden sind, erklärt es sich, warum die Hohlräume des Zwischenhirns und des verlängerten Markes als 3. und 4. Ventrikel bezeichnet werden. Die beiden Seitenventrikel stehen beim Menschen in den ersten Monaten

durch eine weite Öffnung, das primitive MONROsche Loch (Fig. 537 *ML* u. 554 *m*), jederseits mit dem 3. Ventrikel in Verbindung.

Vor dem MONROschen Loch liegt der Teil der Wandung des Großhirnbläschens, welcher durch die Entstehung der Mantelspalte nach innen eingestülpt worden ist; er vermittelt einerseits die vordere Verbindung der beiden Hemisphärenbläschen, andererseits schließt er den 3. Ventrikel nach vorn und heißt daher die vordere Verschlußplatte (Lamina terminalis). Nach abwärts geht diese in die vordere Wand vom Trichter des Zwischenhirns über.

In der weiteren Entwicklung jedes Hemisphärenbläschens greifen vier Prozesse ineinander: 1. ein außerordentliches Wachstum und eine dadurch herbeigeführte, nach allen Richtungen erfolgende Vergrößerung, 2. eine Einfaltung der Blasenwand, so daß äußerlich tiefe Spalten (die Totalfurchen oder Fissuren), im Innern der Blase aber Vorsprünge in die Seitenventrikel zustande kommen, 3. die Entstehung eines Kommissurensystems, durch das rechte und linke Hemisphäre in engere Verbindung gebracht werden (Balken und Gewölbe), 4. die Bildung von Furchen, welche mehr oder minder weit von außen in die Großhirnrinde einschneiden, aber keine entsprechenden Hervorragungen an der Innenwand der Ventrikel veranlassen.



Fig. 550. **Gehirn eines 7 Wochen alten menschlichen Embryos, vom Scheitel betrachtet.** Nach MIHALKOVICS. *msp* Mantelspalte, in deren Grund man die embryonale Schlußplatte sieht; *hms* linke Hemisphäre; *zh* Zwischenhirn; *mh* Mittelhirn; *hh* Hinter- und Nachhirn.

Fig. 551. **Gehirn eines 3 monatlichen menschlichen Embryos in natürlicher Größe.** Nach KÖLLIKER. 1. Von oben, mit abgetragenen Hemisphären, mit geöffnetem Mittelhirn; 2. dasselbe von unten; *f* vorderer Teil des abgeschnittenen Randbogens des Großhirns; *f'* hinterer Teil des Randbogens (Ammonshorn); *tho* Sehhügel; *cst* Streifenhügel; *to* Tractus opticus; *cm* Corpora mammillaria; *p* Varolsbrücke.

Was das embryonale Wachstum der Hemisphärenbläschen im allgemeinen anlangt, so macht es sich besonders in einer Vergrößerung nach rückwärts geltend. Im 3. Monat überlagert der hintere Lappen schon vollständig den Sehhügel (Fig. 541), im 5. Monat beginnt er sich über die Vierhügel auszudehnen (Fig. 540), die er im 6. Monat ganz zudeckt. Von hier schiebt er sich über das Kleinhirn herüber (Fig. 556). Nicht bei allen Säugetieren zeichnet sich das Großhirn durch ein so außerordentliches Wachstum wie beim Menschen aus; vielmehr lehrt die vergleichende Anatomie, daß die oben von den verschiedenen Monaten beschriebenen Entwicklungsstadien des menschlichen Großhirns sich als dauernde Einrichtungen bei anderen Säugetieren wiederfinden.

Bei einigen reichen die Hemisphären mit ihrem hinteren Rande nur bis zu den Vierhügeln heran; bei anderen decken sie dieselben teilweise oder ganz zu; bei anderen schließlich sind sie noch mehr oder minder weit über das Kleinhirn herübergewachsen. Im großen und ganzen geht die bei den Säugetieren so verschiedenartige Zunahme des Großhirns an Umfang mit einer Zunahme der Intelligenz Hand in Hand.

Eine größere Gliederung erfahren die Hemisphärenblasen durch Einfaltungen ihrer dünnen, einen weiten Hohlraum einschließenden Wandungen (beim Menschen im Laufe des 2. und 3. Monats). Dadurch entstehen auf der Außenfläche tiefe Furchen, welche größere Bezirke voneinander abgrenzen und von His als Totalfurchen oder Fissuren bezeichnet und in ihrer Bedeutung für den Hirnbau richtig gewürdigt worden sind. Den an der Oberfläche sichtbaren Furchen entsprechen mehr oder minder bedeutende Vorsprünge an der Innenfläche der Seitenventrikel, welche dadurch eingeengt und verkleinert werden. Die Totalfurchen der Großhirnhemisphären sind die Sylvische Grube (Fossa Sylvii), die Bogen- oder Ammonsfurche (Fissura Hippocampi), die Fissura choroidea, die Fissura calcarina und die Fissura parieto-occipitalis. Die durch sie bedingten Vorsprünge heißen die Streifenhügel (Corpus striatum), Gewölbe (Fornix) und Ammonshorn (Pes hippocampi), Tela choroidea, die Vogelklaue (Calcar avis). Ein Vorsprung, welcher beim Embryo der Fissura parieto-occipitalis entspricht, wird beim Erwachsenen durch eine bedeutendere Verdickung der Hirnwandung wieder ausgeglichen, so daß keine bleibende Bildung aus ihm hervorgeht.

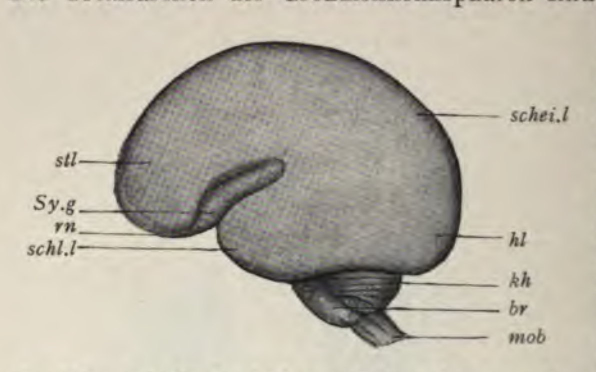


Fig. 552. **Seitliche Ansicht vom Gehirn eines menschlichen Embryos aus der ersten Hälfte des 5. Monats.** Natürliche Größe. Nach Mihalkovics. *Stl* Stirnlappen; *schei.l* Scheitellappen; *hl* Hinterhauptslappen; *schl.l* Schläfenlappen; *Sy.g* Sylvische Grube; *rn* Riechnerv; *kh* Kleinhirn; *br* Brücke; *mob* Medulla oblongata.

Am frühzeitigsten legt sich die Sylvische Grube an (Fig. 552 *Sy.g*). Sie erscheint als ein flacher Eindruck an der konvexen äußeren Fläche jeder Hemisphäre, etwa in der Mitte ihrer unteren Kante. Der hierdurch in die Tiefe gerückte Wandteil verdickt sich bedeutend und bildet einen am Boden des Großhirns (Fig. 542, 551 *cst* und 554 *st*) auf jeder Seite nach innen vorspringenden Hügel (Corpus striatum), in welchem mehrere Kerne grauer Substanz (der Nucleus caudatus, N. lentiformis und das Claustrum) zur Entwicklung kommen. Da der Hügel an der Basis des Hirns liegt und die unmittelbare Fortsetzung der Sehhügel nach vorn und nach der Seite zu bildet, wird er noch mit zum Hirnstamm hinzugerechnet und als Stammteil der Großhirnhemisphären dem übrigen als dem Mantelteile entgegengestellt. Die äußere Oberfläche des Stammteiles, welche eine Zeitlang beim Embryo, solange die Sylvische Grube noch flach ist, von außen zu sehen ist

(Fig. 552 *Sy.g*), dann aber bei fortschreitender Vertiefung der Grube von deren Rändern ganz umwachsen und verdeckt wird, erhält später mehrere Rindenfurchen und wird zur REILschen Insel (Insula Reilii) oder zu dem Stammlappen.

Um die Insel breitet sich gleichsam, wie um einen festen Punkt, der Mantelteil bei seiner Vergrößerung aus und umgibt sie in Form eines nach unten geöffneten Halbringes (Fig. 552); er hat deshalb auch den Namen des Ringlappens erhalten. An ihm lassen sich jetzt auch schon recht gut die allerdings noch nicht scharf abgegrenzten Bezirke der vier Hauptlappen unterscheiden, in welche man später die konvexe Oberfläche jeder Hemisphäre einteilt. Das nach vorn gerichtete und über der SYLVischen Grube (*Sy.g*) gelegene Ende des Halbringes ist der Stirnlappen (*st.l*) (Lobus frontalis), das entgegengesetzte, die Grube von unten und hinten umfassende Ende ist der Schläfenlappen (*sch.l*), die nach oben gerichtete Übergangsstelle beider der Scheitellappen (*schei.l*) Ein Höcker, der sich vom Ringlappen aus nach hinten entwickelt, wird zum Hinterhauptslappen (*h.l*).

Der äußeren Form der Hemisphäre entsprechend, hat sich auch der Seitenventrikel verändert (Fig. 553). Auch er stellt einen Halbring dar, welcher den Streifenkörper (*c.st*), den durch die SYLVische Grube nach innen gedrängten Wandteil der Blase, von oben umfaßt.

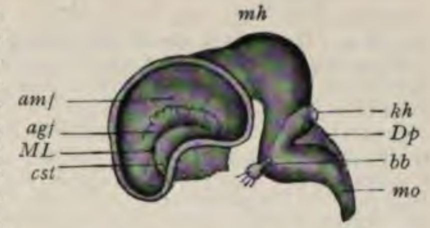


Fig. 553. **Gehirn eines 5 cm langen Rindsembryos in seitlicher Ansicht.** Die seitliche Wand des Hemisphärenmantels ist abgetragen. Vergrößerung $^3/_4$. Nach MIHALKOVICS. *cst* Streifenhügel; *ML* MONROsches Loch; *agf* Adergeflechtsfalte (Plexus choroideus lateralis); *amf* Ammonsfalte; *kh* Kleinhirn; *Dp* Deckplatte des 4. Ventrikels; *bb* Brückenbeuge; *mo* Medulla oblongata; *mh* Mittelhirn (Scheitelbeuge).

Später, wenn die einzelnen Lappen der Hemisphären schärfer voneinander gesondert sind, erfährt auch der Seitenventrikel eine den Lappen entsprechende Gliederung. An seinen beiden Enden weitet er sich ein wenig kolbenartig aus, nach vorn zu dem im Stirnlappen gelegenen Vorderhorn, nach hinten und unten zum Unterhorn, welches zum Schläfenlappen gehört. Vom Halbring entwickelt sich endlich noch nach rückwärts eine kleine Ausstülpung, die in den Hinterhauptslappen eindringt, das Hinterhorn. Die zwischen den Hörnern befindliche Strecke verengt sich und wird zur Cella media.

Die außer der SYLVischen Grube bereits oben aufgezählten Totalfurchen kommen alle an der planen Fläche der Hemisphärenblase zur Entwicklung. Sehr frühzeitig (beim Menschen in der 5. Woche, HIS) entstehen an ihr zwei mit der Mantelkante beinahe parallel verlaufende Furchen, die Ammonsfurche oder Bogenfurche und die Adergeflechtsfurche (Fissura Hippocampi und Fissura choroidea); beide schließen sich in ihrem Verlauf dem Ringlappen auf das genaueste an und umfassen gleich ihm von oben her halbmondförmig den Stammteil des Großhirns, den Streifenhügel. Sie beginnen am MONROschen Loch und reichen von da bis zur Spitze des Schläfenlappens. Sie umgrenzen einen Bezirk, der an der medianen Oberfläche der Hemisphäre als ein Wulst hervortritt, als Randbogen bezeichnet wird und bei der Entwicklung des Kommissurensystems eine Rolle spielt. Die durch

die Fissuren bedingten Einstülpungen der medialen Ventrikelwand, die Ammonsfalte und die seitliche Adergeflechtsfalte, erkennt man am besten, wenn man bei einem Embryo die seitliche Hemisphärenwand abträgt und so die mediale Fläche des noch außerordentlich weiten, ringförmig gestalteten Seitenventrikels überschauen kann (Fig. 553). Man sieht dann die Höhle zum Teil ausgefüllt durch eine rötliche, gekräuselte Falte (*agf*), welche, halbmondförmig gekrümmt, von oben her dem Streifenhügel (*c.st*) aufliegt. Im Bereich der Falte erfährt die Hirnwand ähnliche Veränderungen (Fig. 554 *pl* u. 555 *agf*), wie an der Decke des verlängerten Marks und des Zwischenhirnbläschens. Sie verdünnt sich, anstatt sich zu verdicken und Nervensubstanz zu entwickeln; sie geht in eine einfache Lage platter Epithelzellen über, welche sich mit der weichen Hirnhaut fest verbinden. Diese wird dann längs der ganzen Falte sehr blutgefäßreich und wuchert mit Zotten in den Seitenventrikel hinein, das Epithel vor sich ausstülpend. So entsteht das seitliche Adergeflecht (Plexus choroideus lateralis) (Fig. 554 *pl*), das später beim Erwachsenen einen Teil der Cella media und des Unterhorns ausfüllt. Am MONROschen Loche (Fig. 553 *ML*) beginnend, hängt es hier mit dem vorderen, unpaaren Adergeflecht zusammen, welches sich an der Decke des Zwi-



Fig. 554. **Querschnitt durch das Gehirn eines Schafembryos von 2,7 cm Länge.** Nach KÖLLIKER. Der Schnitt geht durch die Gegend des Foramen Monroi. *st* Streifenhügel; *m* MONROsche Öffnungen; *t* 3. Ventrikel; *pl* Plexus choroideus des Seitenventrikels; *f* Hirnsichel; *th* tiefster vorderer Teil des Sehhügels; *ch* Chiasma; *o* Sehhnerv; *c* Hirnstielfaserung; *h* Ammonsfalte; *p* Pharynx; *sa* Präsphenoid; *a* Orbitosphenoid; *s* ein Teil des Hirndaches an der Vereinigungsstelle des Daches des 3. Ventrikels mit der Lamina terminalis; *l* Seitenventrikel.



Fig. 555. **Querschnitt durch das Gehirn eines 3,8 cm langen Kaninchenembryos.** Vergrößerung $^{3}/_{4}$. Nach MIHALKOVICS. Der Schnitt geht durch die MONROschen Löcher. *hs* große Hirnsichel; welche die Mantelspalte ausfüllt; h^1, h^2 plane Innenwand, konvexe Außenwand der Großhirnhemisphäre; *agf* Adergeflechtsfalte; *amf* Ammonsfalte; *f* Gewölbe (Fornix); *sv* Seitenventrikel; *ML* MONROsches Loch; v^3 3. Ventrikel; *ch* Chiasma (Sehnervenkreuzung); *frx* absteigende Wurzel des Gewölbes.

schenhirnsbläschens entwickelt hat. Wenn man aus der Adergeflechtsfurche die weiche, blutgefäßreiche Hirnhaut herauszieht, zerstört man gleichzeitig die zu einem Epithel verdünnte Hirnwand und erzeugt an der medialen Fläche der Hemisphäre einen klaffenden Spalt, welcher vom MONROschen Loch bis zur Spitze des Schläfenlappens reicht und in den Seitenventrikel von außen hineinführt. Es ist die seitliche Hirn- oder die große Hemisphärenspalte (Fissura cerebri transversa).

Parallel zum Adergeflecht und in geringerer Entfernung von ihm sieht man bei der oben angegebenen Präparationsweise die Ammonsfalte (Fig. 553, 555 *amf* und 554 *h*). Diese nimmt nach der Spitze des Unterhorns an Größe zu und liefert beim ausgebildeten Gehirn das Ammonshorn (Cornu Ammonis oder Pes hippocampi). Somit wird der im Schläfenlappen eingeschlossene Teil des Seitenventrikels infolge einer doppelten Einfaltung seiner medialen Wand durch zwei Hervorragungen eingeengt, durch das Adergeflecht und durch das Ammonshorn. Der Epithelüberzug des ersteren geht wieder, wie an dem verlängerten Mark allmählich unter Entwicklung eines dünnen Markblättchens, das in der Anatomie als Fimbria beschrieben wird, in die dickere Nervensubstanz des Ammonshorns über.

Da sich der Hinterhauptslappen mit seiner Höhle als eine Ausstülpung des Ringlappens anlegt, so wird auch die ihm angehörende Fissura calcarina etwas später entwickelt als die Bogenfurche (Fig. 540 *fc*). Sie erscheint als eine Zweigfurche der letzteren am Ende des 3. Monats und verläuft in horizontaler Richtung bis nahe zur Spitze des Hinterhauptslappens. Sie stülpt seine mediale Wand ein und erzeugt so die Vogelklaue (Calcar avis), welche in derselben Weise, wie das Ammonshorn das Unterhorn, so das Hinterhorn einengt. Am Anfang des 4. Monats gesellt sich dann noch zu ihr die Fissura occipitalis (Fig. 540 *fo*). Sie steigt vom vorderen Anfang der Fissura calcarina in vertikaler Richtung zur Mantelkante empor und grenzt Hinterhaupts- und Scheitellappen scharf voneinander ab.

Ein dritter Faktor von großer Bedeutung in der Entwicklung des Großhirns ist die Bildung eines Kommissurensystems, welches sich zu der ursprünglich nur durch die embryonale Schlußplatte hergestellten Verbindung beider Hemisphärenblasen noch hinzugesellt. Diejenigen Forscher, welche sich mit diesen schwierigen Verhältnissen beschäftigt haben, geben an, daß im 3. embryonalen Monat Verwachsungen zwischen den einander zugekehrten, medialen Wänden der Hemisphären erfolgen. Die Verschmelzung beginnt vor dem MONROschen Loch innerhalb eines dreiseitigen Gebietes. Indem sie hier nur in der Peripherie erfolgt, in der Mitte aber unterbleibt, entstehen drei Hirnteile des Erwachsenen, nach vorn das Balkenknie, nach hinten die Säulen des Gewölbes und zwischen ihnen das Septum pellucidum mit einem spaltförmigen Hohlraum, in dessen Bereich die aneinander grenzenden, hier stark verdünnten Hemisphärenwände voneinander getrennt geblieben sind. Es darf also der eben erwähnte Hohlraum oder der Ventriculus septi pellucidi mit den übrigen Hohlräumen des Gehirns nicht auf eine Stufe gestellt werden; denn während diese auf den Zentralkanal des embryonalen Nervenrohrs zurückzuführen sind, ist jener eine Neubildung, entstanden durch Abkapselung eines Teils des außerhalb des Gehirns zwischen den beiden Hemisphärenblasen gelegenen Raums, der engen Mantelspalte.

Eine weitere Vergrößerung des Kommissurensystems vollzieht sich im 5. und 6. Monat. Die Verwachsung schreitet jetzt von vorn nach hinten weiter fort und ergreift das Gebiet der Hemisphäreninnenwand, welches, zwischen Bogenfurche und seitlicher Adergeflechtsfurche gelegen, schon als Randbogen beschrieben wurde. Durch Verschmelzung des vorderen Abschnittes der beiderseitigen Randbögen, welche bis zur hinteren Grenze des Zwischenhirns erfolgt, entstehen Balkenkörper und Balkenwulst, sowie das unter ihnen gelegene Gewölbe. Die den Balken von oben her begrenzende Furche (Sulcus corporis callosi) ist daher der vordere Abschnitt der Bogenfurche, während der hintere Abschnitt am Schläfenlappen später als Ammonspalte (Fissura hippocampi) bezeichnet wird.

Seiner Vollendung wird der Aufbau des Großhirns endlich entgegengeführt durch das Auftreten zahlreicher Rindenfurchen. Diese nehmen den schon beschriebenen Totalfurchen gegenüber eine besondere Stellung ein, weil sie, nur auf die Hirnoberfläche beschränkt, auf der Ventrikelinnenfläche keine entsprechenden Hervorragungen veranlassen. Ihre Entwicklung beginnt, sowie die Hirnwand durch Entstehung weißer Marksubstanz vom 5. Monat sich in höherem Maße verdickt; sie wird dadurch veranlaßt, daß die graue Rinde mit ihren Ganglienzellen sich rascher in die Fläche ausbreitet, als die weiße Substanz und sich daher in Falten, die Hirnwindungen oder Gyri, erhebt, in welche nur schmale Fortsätze weißer Substanz eindringen. Anfangs sind denn auch die Furchen ganz seicht und werden in demselben Maße tiefer, als sich die Hemisphäre verdickt und die Rindenfalten mehr nach außen hervorspringen.

Von den zahlreichen Furchen, welche das ausgebildete Gehirn darbietet, erscheinen während der Entwicklung einige früher, andere später und gewinnen hierdurch einen verschiedenen Wert für die Architektur der Gehirnoberfläche. Denn „je früher eine Furche auftritt, um so tiefer wird sie, je später, um so seichter erscheint sie“ (Pansch). Die ersteren sind daher die bedeutungsvolleren und konstanteren und sind passenderweise als Haupt- oder Primärfurchen von den später entwickelten und mehr variierenden, sekundären und tertiären Furchen zu unterscheiden. Sie beginnen vom Anfang des 6. Monats an aufzutreten. Unter ihnen erscheint am frühesten und ist eine der wichtigsten die Zentralfurche (Fig. 556 *cf*), da sie Stirn- und Scheitellappen voneinander abgrenzt. „Im 9. Monat sind alle Hauptfurchen und Windungen ausgebildet, und da zu dieser Zeit die Nebenfurchen noch fehlen, so gibt ein Gehirn aus dem 9. Monat ein typisches Bild der Furchen und Windungen“ (Mihalkovics).

In der Ausbildung der Furchen des Großhirns bestehen sehr große Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Abteilungen der Säugetiere. Auf der einen Seite stehen Monotremen, Insektenfresser und viele Nagetiere, bei denen das auch sonst weniger entwickelte Großhirn eine glatte Oberfläche besitzt und so gleichsam auf einem fötalen Zustand des menschlichen Gehirns dauernd verharrt. Auf der anderen Seite nähern sich die Gehirne der Raubtiere und Primaten im Reichtum ihrer Windungen dem menschlichen Gehirn.

Bei der Entwicklung des Großhirns ist zum Schluß noch eines Anhangsorgans desselben, des Riechnerven, zu gedenken. Seiner

ganzen Entstehung nach unterscheidet sich der Riechnerv ebenso wie der Sehnerv von den peripheren Nerven und muß als ein besonders modifizierter Abschnitt der Wand des Großhirnbläschens aufgefaßt werden. Die ältere Bezeichnung „Nerv“ wird daher jetzt öfters auch durch den zutreffenderen Namen Riechlappen (Lobus olfactorius, Rhinencephalon) ersetzt. Schon sehr frühzeitig (beim Huhn am 7. Tage der Bebrütung, beim Menschen in der 5. Woche, His) bildet sich am Boden und am Vorderende eines jeden Stirnlappens eine kleine, nach vorn gerichtete Ausstülpung (Fig. 538 und 540 *rn*). Sie nimmt allmählich die Form eines Kolbens an, dessen erweiterten, der Siebplatte des Siebbeins aufliegenden Teil man als Bulbus olfactorius, dagegen den Stiel als Tractus olfactorius bezeichnet. Der Kolben schließt im Innern eine Höhle ein, die mit dem Seitenventrikel in Zusammenhang steht.

Fig. 556. Fig. 557.

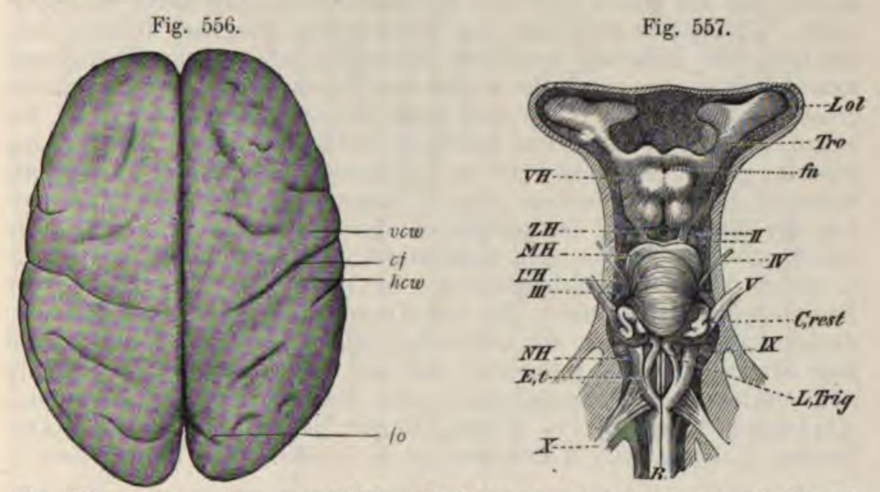


Fig. 556. **Gehirn eines menschlichen Embryos aus dem Anfang des 8. Monats.** Vergrößerung $^3/_4$. Nach Mihalkovics. *cf* Zentralfurche; *vcw*, *hcw* vordere und hintere Zentralwindung; *fo* Fissura occipitalis.

Fig. 557. **Gehirn von Galeus canis in situ, Dorsalansicht.** Nach Rohon. *Lol* Lobus olfactorius; *Tro* Tractus nervi olfactorii; *VH* Vorderhirn, bei *fn* mit einem Foramen nutritium (Gefäßloch) versehen; *ZH* Zwischenhirn; *MH* Mittelhirn; *HH* Hinterhirn; *NH* Nachhirn; *R* Rückenmark; *II* N. opticus; *III* N. oculomotorius; *IV* N. trochlearis; *V* Trigeminus; *L.Trig* Lobus trigemini; *C.rest* Corpus restiforme; *IX* Glossopharyngeus; *X* Vagus; *E.t* Eminentiae teretes.

In den ersten Monaten der Entwicklung ist der Riechlappen auch beim Menschen relativ groß und mit einer zentralen Höhlung versehen. Später beginnt er, wie denn auch der Geruchssinn beim Menschen nur wenig entwickelt ist, gewissermaßen zu verkümmern; er bleibt im Wachstum stehen, wobei auch seine Höhle verschwindet. Bei den meisten Säugetieren dagegen, deren Geruchssinn ja bekanntlich viel schärfer als beim Menschen ist, erreicht der Riechlappen beim erwachsenen Tier eine bedeutendere Größe und läßt uns noch viel deutlicher die Charaktere eines Hirnteils erkennen; denn er schließt dauernd im Bulbus eine Höhle ein, die öfters sogar (Pferd) durch einen engen Kanal im Tractus olfactorius mit dem Vorderhorn in Verbindung steht.

Eine ganz außerordentliche Entfaltung (Fig. 557) gewinnt der Riechlappen (*Lol* + *Tro*) bei den Haien, bei denen er an Größe das

Zwischen- (*ZH*) und Mittelhirn (*MH*) übertrifft. Hier gehen vom vorderen Ende des wenig entwickelten Großhirns zwei lange, hohle Fortsätze aus (Tractus olfactorius, *Tro*) und enden in ziemlicher Entfernung vom Vorderhirn in zwei großen, zuweilen mit Furchen versehenen, gleichfalls hohlen Lappen (*Lol*).

Die Darstellung der Hirnentwicklung beschließe ich mit einer tabellarischen Übersicht, aus welcher die Abstammung der wichtigsten Hirnteile aus einem der drei primären Hirnbläschen zu ersehen ist (siehe nebenstehende Seite).

B. Die Entwicklung des peripheren Nervensystems.

So leicht die Entstehung von Gehirn und Rückenmark zu verfolgen ist, so groß sind die Schwierigkeiten, welche das periphere Nervensystem den auf seinen Ursprung gerichteten Untersuchungen entgegensetzt. Handelt es sich doch um histologische Vorgänge feinster Art, um das erste Auftreten markloser Nervenfibrillen und ihre Endigungsweise in zarten, aus mehr oder minder undifferenzierten Zellen zusammengesetzten Embryonen. Wer nun weiß, wie schwierig es schon ist, bei einem ausgewachsenen Tiere marklose Nervenfibrillen in Epithellagen oder im glatten Muskelgewebe zu verfolgen und über ihre Endigungsweise ins Reine zu kommen, wird es verständlich finden, daß hinsichtlich der Entwicklung der peripheren Nerven manche und gerade die interessantesten Fragen noch Gegenstand von Kontroversen sind. Nur in einem Punkt herrscht Klarheit. Er betrifft die Entwicklung der Spinalknoten, welche zuerst His und Balfour unabhängig voneinander, der eine am Hühnchen, der andere bei Selachiern, erkannt haben, und über welche seitdem zahlreiche, auf die verschiedensten Wirbeltiere sich erstreckende Untersuchungen von Hensen, Milnes Marshall, Kölliker, Sagemehl, v. Wijhe, Bedot, Onodi, Beraneck, Rabl, Beard, Kastschenko, Lenhossek u. a. veröffentlicht worden sind.

1. Die Entwicklung der Spinalknoten.

Bei vielen Wirbeltieren (Huhn), Mensch usw. ist die Anlage der Spinalknoten schon zu einer Zeit zu erkennen, wo die Medullarplatte sich eben zu einer Rinne einzufalten begonnen hat. Man kann dann an der Stelle, an welcher die Medullarplatte in das Hornblatt umbiegt, Gruppen von Zellen bemerken, die sich durch ihre mehr rundliche Beschaffenheit auszeichnen und nach den Angaben von Beard von Anfang an segmental angeordnet sind.

Wenn im weiteren Verlauf die Medullarfalten sich in der Medianebene zum Verschluß zusammenlegen, kommen die beiden „Ganglienstreifen" an die Firsten der Falten zu liegen. Hier verschmelzen sie vorübergehend zu einem einheitlichen Strang (Lenhossek) und lösen sich mit dem Nervenrohr von dem Hornblatt ab.

In diesem Zustand zeigt uns Fig. 558, ein Durchschnitt durch einen 29 Stunden bebrüteten Hühnerembryo, die Ganglienanlage. Sie schiebt sich wie ein Keil in die dorsale Verschlußstelle des Nervenrohrs hinein. „Allein diese Lage ist keine definitive; bald veranlaßt ihre lebhafte Vermehrung, unterstützt durch das Bestreben der sie einfassenden Medullarplatten nach gegenseitiger Vereinigung, ein sukzessives Herauswandern ihrer Elemente, wodurch die ursprünglich bilaterale Anordnung wieder zum Vorschein kommt" (Lenhossek).

Bezeichnung der Hirnbläschen		Boden	Decke	Seitenteile	Hohlraum	
Fig. 534. I. Primäres Hinterhirnbläschen. Rhombencephalon *R*	Fig. 535. 1. Nachhirn. Myelencephalon	Medulla oblongata	Membrana tectoria ventriculi quarti	Pedunculi cerebelli	Ventriculus quartus	A. Hirnstamm
	2. Kleinhirn. Metencephalon	Pons Varolii	Velum medullare posterius. Cerebellum. Velum medullare anterius	Crura cerebelli ad pontem. Processus cerebelli ad cerebrum		
II. Mittelhirnbläschen. (3.) Mesencephalon *M*		Pedunculi cerebri. Lamina perforata posterior	Corpora quadrigemina	Brachia conjunctiva. Corpus geniculatum mediale	Aquaeductus Sylvii	
III. Primäres Vorderhirnbläschen. Prosencephalon *P*	4. Zwischenhirn. Diencephalon	Corpora candicantia. Tuber cinereum cum infundibulo. Chiasma nervorum opticorum	Commissura posterior. Glandula pinealis. Membrana tectoria ventriculi tertii (taenia thalami)	Thalamus opticus	Ventriculus tertius	
	5. Großhirn. Telencephalon	Lamina perforata anterior. Lobus olfactorius. Insula (mit Nucleus caudatus und lentiformis) wird noch zum Hirnstamm gerechnet	Mantelteil der Großhirn-Hemisphären. Corpus callosum; Commissura anterior. Fornix; Septum pellucidum		Ventriculi laterales	B. Hirnmantel

Es wächst jetzt nämlich eine dünne, 1—2 Lagen dicke Zellenleiste, wie Querschnittsserien lehren, zu beiden Seiten der Verwachsungsnaht aus dem Nervenrohr heraus und schiebt sich zwischen ihm und dem dicht anliegenden Hornblatt nach abwärts (Fig. 559 und 560 *spg*, *spg'*). Sie erreicht so die dorsale Kante der zu dieser Zeit gut



Fig. 558. **Durchschnitt durch einen Hühnerembryo nach 29 Stunden Bebrütung.** Nach GOLOWINE. Der Schnitt hat die Gegend des 3. Rückensegmentes getroffen. *ga* Ganglienleiste; *ms* Rückenmark; *in.ec* verdünnter Teil; *se.ec* verdickter Teil des äußeren Keimblattes.

ausgebildeten Rückensegmente (*rs*). Während des Herabwachsens sondert sich die Nervenleiste, wie sie BALFOUR, oder die Ganglienleiste, wie sie SAGEMEHL nennt, immer deutlicher in einzelne, hintereinander gelegene Abschnitte. Es bleiben nämlich immer die zwischen zwei Rückensegmenten gelegenen Strecken im Wachstum zurück, während die in der Mitte der Segmente gelegenen Teile stärker wuchern, sich verdicken und gleichzeitig noch weiter zwischen Rückensegmenten und Nervenrohr ventralwärts vordringen.

Fig. 559.

Fig. 560.

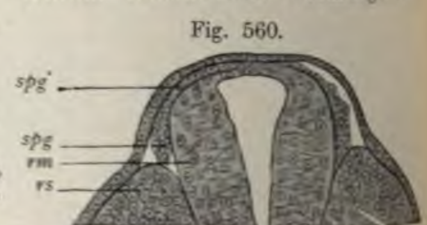


Fig. 559. **Querschnitt durch einen Embryo von Pristiurus.** Nach RABL. Die Rückensegmente hängen noch mit dem übrigen Teil des mittleren Keimblattes zusammen. An der Übergangsstelle sieht man eine Ausbuchtung *sk*, von welcher aus sich das skelettogene Gewebe entwickelt; *ch* Chorda; *spg* Spinalknoten; *mp* Muskelplatte des Rückensegmentes; *sch* subchordaler Strang; *ao* Aorta; *ik* inneres Keimblatt; *pmb*, *vmb* parietales, viszerales Mittelblatt.

Fig. 560. **Querschnitt durch einen Eidechsenembryo.** Nach SAGEMEHL. *rm* Rückenmark; *spg* unterer verdickter Teil der Nervenleiste; *spg'* oberer verdünnter Teil, der mit der Decke des Rückenmarkes zusammenhängt; *rs* Rückensegment.

In frontaler Richtung angefertigte Längsschnitte liefern auf diesem Stadium sehr lehrreiche Bilder. Einen solchen zeigt Fig. 561, welche der Arbeit von SAGEMEHL entnommen ist. Da der zum Schneiden verwandte Eidechsenembryo um seine Längsachse stark gekrümmt ist, so sind die fünf auf dem Schnitt sichtbaren Segmente in verschi

Höhe getroffen, und zwar das mittlere tiefer als die zwei vorausgehenden und die zwei folgenden. Im mittleren ist die Ganglienanlage (*spk*) für sich abgesondert und nach vorn und hinten durch Gefäße begrenzt, während in den mehr dorsal getroffenen Segmenten nahe am Ursprung aus dem Nervenrohr die Anlagen noch untereinander in Verbindung stehen. Die Verbindung scheint bei den Selachiern am auffälligsten entwickelt zu sein und sich am längsten zu erhalten und ist von BALFOUR als Längskommissur bezeichnet worden. Nach außen von den Ganglien finden sich die Rückensegmente (*mp*, *mp'*), die zu dieser Zeit noch einen engen Spaltraum in ihrem Innern erkennen lassen.

Von den Spinalknoten unterscheiden sich die im Bereich des Kopfes gelegenen Ganglien in einigen Einzelheiten ihrer Entwicklung. Der wesentlichste Unterschied besteht darin, daß schon zurzeit, wo sich die Hirnanlage noch nicht zum Rohr geschlossen hat, die Ganglienanlagen am Umschlagsrand der Medullarfalten in eine stärkere Wucherung eintreten, sich von ihrem Mutterboden abtrennen und zwischen Hirnwand und Epidermis nach abwärts zu wachsen beginnen (Fig. 564 *vg*). Wahrscheinlich wird diese frühzeitigere Entwicklung durch die beträchtliche Größe einzelner Ganglienanlagen im Bereich des Kopfes bedingt.

Fig. 561. **Frontalschnitt von einem Eidechsenembryo.** Nach SAGEMEHL. *rm* Rückenmark; *spk* Nervenleiste mit Verdickungen, welche sich zu den Spinalknoten gestalten; *mp'* Teil des Rückensegmentes, der die Muskelplatte liefert; *mp* äußere Schicht des Rückensegmentes.

Über die weiteren Veränderungen, welche an den Anlagen der Spinalganglien eintreten, bestehen verschiedene Ansichten:

Nach HIS, SAGEMEHL und LENHOSSEK sollen sich die einzelnen Ganglienanlagen vom Nervenrohr vollständig ablösen und an seiner Seite ohne jeglichen Zusammenhang mit ihm eine Zeitlang liegen bleiben. Eine Verbindung soll erst sekundär wieder durch Entwicklung der hinteren Nervenwurzeln hergestellt werden in der Weise, daß Nervenfibrillen entweder vom Rückenmark in das Ganglion oder vom Ganglion in das Rückenmark hineinwachsen oder in beiden Richtungen entstehen. Mehr für die erste Alternative spricht sich SAGEMEHL, für die letzte HIS und LENHOSSEK aus. Andere Forscher lassen die Ganglionanlage, während sie sich verdickt und spindelig wird, mit dem Rückenmark dauernd verbunden sein durch einen dünnen Zellenstrang, der sich zur hinteren Wurzel umbildet. Wenn diese Ansicht richtig ist, dann muß die hintere Nervenwurzel mit der Zeit ihre Befestigung am Rückenmark verändern und von der Nahtstelle weiter zur Seite und nach abwärts rücken.

Die Verschiedenheit in diesen Angaben hängt mit den verschiedenen Auffassungen zusammen, welche über die Entwicklung der peripheren Nerven überhaupt bestehen.

2. Die Entwicklung der peripheren Nerven.

Zwei Hauptgegensätze machen sich in der Literatur geltend, wenn man die verschiedenen Ansichten durchgeht, welche über die Entwicklung der peripheren Nerven aufgestellt worden sind. Die Majorität

der Forscher nimmt an, daß das periphere Nervensystem sich aus dem zentralen entwickelt, daß die Nerven aus dem Gehirn, dem Rückenmark und den Ganglien hervorwachsen und ununterbrochen bis in die Peripherie dringen, wo sie erst mit ihren spezifischen Endorganen in Verbindung treten. Das Hervorwachsen der Nerven aus dem Rückenmark ist zuerst von BIDDER und KUPFFER für die vorderen Wurzeln behauptet und für die hinteren vermutet worden. Ihrer Lehre haben sich in der Folgezeit KÖLLIKER, HIS, BALFOUR, MARSHALL, SAGEMEHL usw. angeschlossen. Doch gehen ihre Anschauungen in betreff der Bildungsweise der Nervenfasern auseinander.

Nach HIS, KÖLLIKER, SAGEMEHL, LENHOSSEK usw. sind die hervorsprossenden Nervenfasern nur die Ausläufer der im Zentralorgan gelegenen Ganglienzellen, die zu kolossaler Länge auswachsen müssen, damit sie ihren Endapparat erreichen. Zwischen ihnen finden sich zunächst keine Kerne und keine Zellen vor. Diese sollen erst in zweiter Linie von dem umgebenden Bindegewebe geliefert werden. Aus dem Mesenchym treten nach der Darstellung von KÖLLIKER und HIS zellige Elemente zu den Bündeln von Nervenfäserchen heran, umhüllen sie, dringen dann zuerst spärlich, später immer reichlicher in das Innere der Nervenstämme herein und bilden um die Achsenzylinder die SCHWANNschen Scheiden.

Auf der anderen Seite vertrat BALFOUR mit großer Entschiedenheit die Lehre, daß bei der Entwicklung der Nerven Zellen, die aus dem Rückenmark mit auswandern, beteiligt sind. In seinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte bemerkt er hierüber: „Der zellige Bau der embryonalen Nerven ist ein Punkt, in betreff dessen ich geglaubt hätte, annehmen zu können, daß eine Meinungsverschiedenheit unmöglich sei, wenn nicht HIS und KÖLLIKER im Anschluß an REMAK und andere ältere Embryologen die Tatsache gänzlich in Abrede stellten. Ich bin durchaus gewiß, daß niemand, der die Entwicklung der Nerven der Selachier an gut erhaltenen Exemplaren untersucht, auch nur einen Augenblick hierüber in Zweifel sein kann.“ Von neueren Untersuchern stellen sich VAN WIJHE, DOHRN und BEARD auf die Seite von BALFOUR.

Einen völlig entgegengesetzten Standpunkt, der sowohl von KUPFFER, HIS und KÖLLIKER, als auch von BALFOUR abweicht, hat HENSEN in der Frage nach dem Ursprung des peripheren Nervensystems eingenommen, indem er hauptsächlich mit physiologischen Bedenken der Lehre vom Auswachsen der Nervenfasern entgegengetreten ist. Er vermag sich keine Einrichtung zu denken, welche die aus dem Rückenmark hervorsprossenden Nerven an ihr richtiges Ende zu leiten vermöchte, welche es z. B. bewirken sollte, „daß stets die vordere Wurzel an Muskeln, die hintere an nicht muskulöse Organe gehe, daß keine Verwechslung eintrete zwischen den Nerven der Iris und denen der Augenmuskeln, zwischen den Ästen des Quintus und Acusticus oder Facialis usw.“ Somit hält HENSEN aus theoretischen Gründen die Annahme für notwendig, daß „die Nerven niemals ihrem Ende zuwachsen, sondern stets mit demselben verbunden sind“. Nach seiner Ansicht, die er durch einige Beobachtungen zu unterstützen versucht, hängen die embryonalen Zellen zum großen Teil durch feine Verbindungsfäden zusammen. Wenn sich eine Zelle teilt, soll sich auch der Verbindungsfaden spalten und auf diese Weise ein „unendliches Netzwerk von Fasern“ entstehen. Aus diesem sollen sich die Nervenbahnen entwickeln, während ein Rest verkümmert.

Die von HENSEN geäußerten Bedenken verdienen gewiß alle Beachtung. Sie lassen sich bei weiterem Durchdenken des Gegenstandes noch leicht vermehren. Wenn die Nerven einmal zu ihren Endapparaten auswachsen, warum suchen sie nicht direkt zu ihrem Ziel zu gelangen, wozu müssen sie oft viele Umwege machen, und wozu gehen sie die komplizierten und verschiedenartigen Plexusbildungen ein, woher stammen die Ganglienzellen, die sich auch im peripheren Nervensystem in nicht geringer Zahl in den verschiedensten Organen, besonders auch im Sympathicus, entwickelt finden? Um auf dem schwierigen Gebiete vorwärts zu kommen, wird man auch das **periphere Nervensystem** wirbelloser Tiere mehr, als es zurzeit geschehen ist, berücksichtigen und bei der Untersuchung von Embryonen nicht nur Schnittserien, sondern auch andere histologische Methoden, (Flächenpräparate geeigneter Objekte mit Färbung der Nervenfibrillen, Isolierung der Elemente nach vorausgegangener Mazeration und Färbung) zu Rate ziehen müssen.

Trotz zahlreicher, in den letzten Jahren erschienener Arbeiten über die Entwicklung des Nervensystems sind die brennenden Hauptfragen noch keineswegs aufgeklärt. Noch immer werden die entgegengesetzten Anschauungen über die Bildungsweise der Nervenfasern oft mit einer die Berechtigung einer anderen Auffassung leugnenden Entschiedenheit vertreten, während einige Forscher ihren Standpunkt gewechselt haben.

Hierzu einige Belege: „Es muß befremdend erscheinen", bemerkt LENHOSSEK, „wenn noch in allerletzter Zeit (siehe die beiden Arbeiten BEARDS) unter vollkommener Ignorierung der neueren Leistungen der Neurohistologie die älteren Anschauungen über kettenartige Verbindungen von längsgeordneten Zellen zur Bildung von Achsenzylindern aufgefrischt werden usw."

KÖLLIKER glaubt aus mehreren Tatsachen schließen zu können, „daß die von REMAK, BIDDER, KUPFFER und ihm selbst schon seit vielen Jahren für die motorischen Fasern vorgetragene und später von ihm und HIS auch für die sensiblen Elemente nachgewiesene Entstehung der Nervenfasern (also riesig langverzweigte Ausläufer je einer einzigen Ganglienzelle) die einzig richtige ist."

Ebenso erklärt S. MINOT (S. 642) die HENSENsche Auffassung für unhaltbar, da das Auswachsen der Nervenfasern tatsächlich beobachtet worden sei.

Diesen entschiedenen Aussprüchen gegenüber verdient gewiß die Stimme KUPFFERS (1891) Beachtung: „Keiner meiner Beobachtungen (am Ammocoetes) widerstreitet die Anschauung, alles deutet vielmehr darauf hin, daß die Fibrillen als Ausläufer von Zellen entstehen, aber nicht allein von Zellen der Ganglien und des Zentralorganes, sondern auch derjenigen Zellen, die, in Ketten aneinander gereiht, die ersten Anlagen peripherer Nerven bilden. Dieses angenommen, erscheint es mir weiter am wahrscheinlichsten, daß das Wachstum der Fibrillen an den dorsalen Nerven in beiden Richtungen sich vollzieht, zentripetal sowohl wie zentrifugal. Denn wenn die Anlagen die Ausbildung erreicht haben, daß sie neben den Zellen auch Fibrillen aufweisen, erscheinen die Zellen auseinander gerückt und an beiden Enden, dem zentralen wie dem peripheren, in feine Fäden auslaufend usw. Eins glaube ich mit Bestimmtheit aussprechen zu dürfen, daß die Anlagen der dorsalen Nerven sowohl in der frühesten

Phase der Zellenketten, wie auch später, wenn bereits Fibrillen erschienen sind, stets den Zusammenhang mit dem Zentralorgan bewahren."

Hierzu bemerkt STRASSER (1892), daß durch das Gewicht dieser Tatsachen die Anschauung, die ihre hauptsächlichsten Vertreter in KÖLLIKER und HIS gefunden habe, von Grund aus erschüttert worden sei.

Auch APATHY, der um die Erfosrchung der Histologie des Nervensystems wirbelloser Tiere hochverdiente Forscher, vertritt in seinem 1897 erschienen Buche (S. 507) energisch die Ansicht, daß „vor der Entstehung der den Reiz leitenden Primitivfibrillen bereits die Wege selbst vorhanden sind, auf welchen die wachsenden Primitivfibrillen in einer Richtung die Ganglienzellen, in der anderen die Sinneszellen erreichen; es sind die Interzellularbrücken, Protoplasmafortsätze, welche von der ersten Teilung der Eizelle an die Zellen eines Organismus, direkt oder indirekt, beständig miteinander verbinden, ganz wie es der vor langer Zeit ausgedrückten Auffassung HENSENS entspricht, der sich in neuester Zeit u. a. SEDGWICK angeschlossen hat, welche ich aber auf Grund meiner Untersuchungen über Histologie und Histogenese des Nervensystems, besonders bei Würmern und Mollusken, bereits vor 7 Jahren als unvermeidlich erklärt habe."

Ebenso hält DOHRN in dem 1901 herausgegebenen Heft seiner Studien „seinen Widerspruch gegen die Deutungen des Auswachsens ‚nackter' Achsenzylinder als Verlängerung der im Vorderhorn liegen bleibenden Ganglienzellen gegen HIS, KÖLLIKER u. a., soweit seine Beobachtungen an Selachiern gehen, mit Entschiedenheit aufrecht."

Gestützt auf eigene Untersuchungen über das Nervensystem wirbelloser Tiere, der Medusen (1878), Ctenophoren, Actinien, Chätognathen, Untersuchungen, die schon weit zurückliegen, haben mein Bruder und ich uns über die Genese der peripheren Nerven eine Ansicht gebildet, welche mit der HENSENschen einige Berührungspunkte hat, aber in manchem auch wesentlich von ihr abweicht. Nach ihr sind protoplasmatische Verbindungen der Zellen die Grundlage, aus der sich die Nervenfibrillen entwickeln. Von HENSEN weichen wir darin ab, daß wir die Verbindungen nicht von Zellbrücken ableiten, die aus der Zeit des Furchungsprozesses herrühren; wir nehmen vielmehr an, daß auf einer frühen Embryonalperiode „ursprünglich getrennte Zellen nachträglich durch Verschmelzung von Protoplasmafortsätzen Verbindungen eingehen". HENSEN lehrt also einen primären, wir einen sekundär entstandenen protoplasmatischen Zellverband, welcher der spezifischen Ausbildung eines Nervensystems vorausgeht und sich zu einer Zeit ausbildet, wo die nervösen Zentral- und Endorgane noch näher zusammenliegen. HELD hat dieser Urform des Nervensystems in seiner kürzlich erschienenen, sehr beachtenswerten Monographie über die Entwicklung des Nervengewebes den sehr passenden Namen eines „Neurencytiums" gegeben. Aus dem Neurencytium bildet sich das typische Nervensystem dann in der Weise hervor, daß, wie es in unserer Monographie über das Nervensystem und die Sinnessorgane der Medusen heißt, einzelne „Protoplasmaverbindungen durch Bildung spezifischer Nervensubstanz in einen Nervenfibrillenplexus umgewandelt werden". Es ist uns ferner wahrscheinlich, daß die sensiblen Nerven wie die Zentralorgane gleichfalls dem äußeren Keimblatt entstammen, daß sie speziell aus einem subepithelialen Nervenplexus entstanden sind, wie solcher in der Epidermis vieler wirbelloser Tiere besteht. Einen Fingerzeig zugunsten

dieser Hypothesen schienen uns mehrere, bei Embryonen von Wirbeltieren gemachte Beobachtungen zu geben, nach denen in früher Entwicklungszeit gewisse Nervenstämme in direktem Zusammenhang mit dem äußeren Keimblatt stehen.

In allen Auflagen meines Lehrbuches habe ich den hier kurz skizzierten Standpunkt vertreten, auch zu einer Zeit, als die entgegengesetzten Ansichten die fast allgemein herrschenden waren. In der Neuzeit mehrt sich die Anzahl der Forscher, die durch ihre Beobachtungen an Wirbeltieren ebenfalls zu ihm geführt werden. Ich nenne nur Bethe, Oscar Schultze, Brachet und Held.

So findet Schultze die Frage, ob der Achsenzylinder der peripheren Nervenfasern ein einziger Zellenfortsatz ist oder ob viele Zellen an seinem Aufbau beteiligt sind, in seinen Untersuchungen an Amphibienlarven in unwiderleglicher Weise dahin entschieden, daß die embryonale, marklose, sensible Faser nichts anderes ist, als eine Vielheit von Zellen oder ein aus typischen Neuroblasten hervorgehendes Syncytium, das nicht etwa durch sekundäre Verschmelzung von Zellen, sondern durch kontinuierliche Erhaltung interzellulärer Verbindungen nach vorausgegangener mitotischer Kernteilung entsteht: Die morphologische Kontinuität der Bausteine ist dem peripheren Nervensystem angeboren. Die Bausteine werden peripher, — ebenso wie zentral — als Neuroblasten zu bezeichnen sein.

Oscar Schultze findet zwischen den von ihm beschriebenen Nervenzellennetzen der Amphibienlarvenhaut und den Nervenzellennetzen, die ich von Sagitta in meiner Monographie der Chätognathen abgebildet habe, eine frappante Übereinstimmung und bemerkt hierzu: „Wer kann da noch an dem Vorkommen von echten Nervenzellennetzen bei Wirbellosen zweifeln?“

Auch Held hat sich auf Grund seiner langjährigen Untersuchungen, die an Embryonen der Vertreter der verschiedensten Wirbeltierklassen mit verbesserten Färbungsmethoden durchgeführt wurden, unserer Auffassung angeschlossen. Nach seiner Lehre vom Neurencytium hat „die neurofibrilläre Zellsubstanz das Prinzip der Verbindung zwischen Zentrum und Endorgan nicht erst von Grund aus zu schaffen“. Die histogenetische Untersuchung des Embryos lehrt ihm, „daß das im Embryo sich entwickelnde und über seine einzelnen Organe sich ausbreitende Nervensystem nicht nach dem Modus einer äußerlichen Fortsatzbildung an Neuroblasten gebildet wird, sondern daß eine auf ihrem zukünftigen Wege bereits vorhandene und die einzelnen Zellen und die verschiedenen Organanlagen auch miteinander verbindende Substanz zur Bildung der definitiven Nervenbahn verwandt wird.“ So findet Held an seinen Schnittpräparaten schon zahlreiche Zellverbindungen, z. B. „zwischen den Epithelzellen des eben angelegten Medullarrohrs und denen des Urwirbels“. Und auf einem späteren Stadium zeigt nach Helds Darstellung „der Nerv, der eben aus einer Hinterhornzelle in das Netzwerk zwischen Urwirbel und Ektoderm eingedrungen ist, seine reich verzweigten Wachstumsspitzen nicht nur mit den dem Ektoderm angehefteten Plasmodesmen verbunden, sondern auch entgegengesetzt gerichtete, die den Zellen der Cutislamelle zustreben“. „Alles deutet ihm darauf hin, daß das Nervenwachstum in organischer Zusammengehörigkeit mit der vorher entwickelten Plasmaverbindung“, oder wie es an anderer Stelle heißt, „auf Grund einer vorhandenen Plasmabahn erfolgt“.

Während in der Lehre vom Neurencytium BETHE, OSCAR SCHULTZE, BRACHET, HELD u. a. mit uns übereinstimmen, herrschen noch verschiedene Meinungen über die viel erörterte Frage, inwieweit die SCHWANNschen Zellen an der Differenzierung der Nervenfibrillen mitbeteiligt sind.

OSCAR SCHULTZE, BETHE, APATHY und einige andere Anhänger der Zellenkettenhypothese nehmen eine solche Mitbeteiligung an. Sie definieren die SCHWANNschen Zellen als Nervenzellen, welche die Neurofibrillen als „spezifisches Zellprodukt" hergestellt haben. SCHULTZE bezeichnet sie auch direkt als Neuroblasten. Dagegen kann HELD dieser Auffassung nicht beipflichten. Er erblickt in den SCHWANNschen Zellen peripher ausgewanderte Gliazellen, welche nachträglich einer bereits vorhandenen Neurofibrillenstrecke gefolgt sind. Indem er mehr der HISschen Lehre zustimmt, nach der die Nervenfibrillen in den zentralen Ganglienzellen (Neuroblasten) zuerst gebildet und von ihnen aus auf einer plasmatischen Leitbahn vorgetrieben werden (freier Wachstumskegel), hält er den Vergleich der SCHWANNschen Zelle mit einem Myoblast oder Neuroblast für vollkommen verfehlt und erklärt die SCHWANNschen Zellen für Elemente von sekundärer Natur und von einer akzessorischen Bedeutung. Zur Entscheidung des strittigen Punktes wird noch durch ausgedehntere Untersuchungen festzustellen sein, ob zwischen zentraler Ganglienzelle und dem peripheren Nervenende innerhalb der beide verbindenden, plasmatischen Reizleitungsbahn, noch ehe die Fibrillenbildung begonnen hat, vereinzelte SCHWANNsche Kerne nachzuweisen sind, oder ob sie erst nach beendeter Fibrillenbildung hinzugetreten sind. Wenn ersteres der Fall ist, so scheint mir auch die Annahme berechtigt, daß die in der Leitungsbahn zwischengelagerten Zellen an der Fortbildung der Neurofibrillen wenn sie ihre Entstehung zentral in Neuroblasten oder peripher in Nervenendzellen, wie in der Riechschleimhaut nach DISSE, genommen haben, in gewissem Grade mitbeteiligt sind. Auch bei dieser Auffassung kann den Ganglienzellen und den peripheren Nervenendzellen immerhin eine Vorzugsstellung gewahrt bleiben, die sie im ausgebildeten Zustand des Nervensystems ja offenbar besitzen. Auf diesem Wege würde sich eine Vermittlung zwischen den Standpunkten von OSCAR SCHULTZE und HELD ergeben.

Nachdem ich so die verschiedenartigen Richtungen charakterisiert habe, welche augenblicklich noch in der Frage nach der Herkunft des peripheren Nervensystems bestehen, teile ich eine Anzahl von Beobachtungen mit, welche man über die Entwicklung dieser und jener Nerven gewonnen hat. Dieselben betreffen: 1. die Entwicklung der vorderen und der hinteren Nervenwurzeln; 2. die Entwicklung der peripheren Nerven; 3. die Entwicklung der Kopfnerven und ihre Stellung zu den Spinalnerven.

a) Die Entwicklung der Nervenwurzeln.

Von den vorderen und den hinteren Nervenwurzeln sind die vorderen am frühzeitigsten nachzuweisen. In ihrer Entwicklung kann man drei Stadien unterscheiden.

Das erste Stadium haben DOHRN und VAN WIJHE bei Selachierembryonen beobachtet. Zurzeit, wo das Nervenrohr noch keinen Mantel von Nervensubstanz gebildet hat und ihm das Muskelsegment noch sehr dicht anliegt, entsteht zwischen beiden eine Verbindung in Form

eines sehr kurzen protoplasmatischen Stranges. Die Nervenanlage ist also, wie VAN WIJHE bemerkt, ab origine bei ihrem Muskelkomplex, den sie nicht wieder verläßt. Sie wird bald darauf, indem das Muskelsegment sich weiter vom Nervenrohr entfernt, mehr in die Länge ausgezogen; sie nimmt an Dicke zu und schließt jetzt zahlreiche Kerne ein, besitzt also ein zelliges Gefüge, einen Zustand, welchen ich als zweites Stadium bezeichnen will.

Über die Herkunft der Zellen, die in der Nervenanlage auftreten, gehen die Meinungen auseinander. Während KÖLLIKER, HIS, SAGEMEHL in ihnen eingewanderte, bindegewebige Elemente erblicken, welche nur die Nervenhüllen bilden sollen, lassen BALFOUR, MARSHALL, VAN WIJHE, DOHRN, BEARD, HELD u. a. sie aus dem Rückenmark auswandern und an der Entwicklung der Nerven selbst mit beteiligt sein. BEARD leitet auch die motorischen Endplatten von ihnen ab. Ihren medullären Ursprung hält jetzt BRACHET in einer kürzlich (1905) erschienenen Arbeit als sicher erwiesen. Zu den vom Rückenmark abstammenden Nervenzellen sollen sich bald noch Bindegewebszellen aus dem umgebenden Mesenchym hinzugesellen und von ihnen für gewöhnlich nicht mehr zu unterscheiden sein.

Auf dem dritten Stadium endlich gewinnt die zellige Anlage der motorischen Wurzel eine fibrilläre Beschaffenheit, und es gelingt jetzt, den Ursprung der Nervenfibrillen im Rückenmark aus Gruppen embryonaler Ganglienzellen oder Neuroblasten zu verfolgen (HIS).

Fig. 562. **Spinalganglion des 7 tägigen Hühnerembryos.** (GOLGIsche Methode.) Nach LENHOSSEK. *a* Ganglion mit bipolaren Nervenzellen; *b* hintere Wurzel; *c* Rückenmark; *d* vordere Wurzel; *e* ventraler, *f* dorsaler Ast des Spinalnerven.

Auch die Entstehung der Nervenfibrillen ist ein strittiger Gegenstand, wie schon früher hervorgehoben wurde und wie an diesem einzelnen Fall näher erörtert werden soll. Nach der Ansicht der meisten Forscher bilden sich die Nervenfibrillen, die späteren Achsenzylinder, als Fortsätze von Ganglienzellen des Rückenmarks und wachsen aus seiner Oberfläche mit freien Enden hervor, bis sie ihre Endorgane erreichen (KÖLLIKER, HIS, SAGEMEHL, LENHOSSEK). Derartige Angaben werden namentlich für die Entwicklung der motorischen Wurzeln bei den höheren Wirbeltieren gemacht.

Nach der Anschauung von DOHRN, VAN WIJHE und BEARD dagegen entstehen die Nervenfibrillen an Ort und Stelle als Differenzierungsprodukte aus dem Protoplasma der Zellstränge, durch welche Muskelsegment und Rückenmark schon früher verbunden sind. Sie brauchen das Endorgan nicht erst aufzusuchen, da mit diesem eine protoplasmatische Verbindung schon besteht. Sie nehmen in ähnlicher Weise ihren Ursprung wie die Muskelfibrillen aus dem Plasma ihrer Muskelzellen.

Dies ist auch die Ansicht von BRACHET, welcher den Gegenstand zuletzt (1905) wieder untersucht hat: „Tout indique donc que les fibrilles que j'ai décrites dans la racine motrice future se sont differenciées sur place dans le protoplasme syncytial primitif." Mit DOHRN kann man diese Ansicht von der Entstehung der peripheren Nervenfasern als „Zellkettentheorie" bezeichnen.

Etwas später als die ventrale Nervenwurzel wird die dorsale sichtbar; es bilden sich Fibrillen, welche das obere Ende des Spinalknotens mit der Seite des Rückenmarks verbinden; alle Fibrillen werden zuerst in der Nähe des Spinalknotens an entgegengesetzten Seiten desselben sichtbar (Fig. 562*b* u. *e*); sie sind nach der herrschenden Vorstellung die Ausläufer bipolarer Ganglienzellen, von denen ein Ausläufer sich nach dem Rückenmark zu vergrößert und sich mit ihm verbindet, während der andere Ausläufer allmählich in die Peripherie auswächst, um in einem peripheren Sinnesorgan zu enden.

b) Die Entwicklung der peripheren Nerven.

Von einigen Nerven haben GÖTTE, SEMPER, WIJHE, HOFFMANN, BEARD, KUPFFER und DOHRN die beachtenswerte, von einigen Seiten (BALFOUR, SAGEMEHL) in Zweifel gezogene Angabe gemacht, daß sie einen ektodermalen Ursprung haben. Bei Amphibienlarven und Selachierembryonen ist das in Entwicklung begriffene hintere Ende des Nervus lateralis vagi mit dem äußeren Keimblatt, das in der Seitenlinie verdickt ist, vollständig verschmolzen (Fig. 566 *nl*). Etwas weiter nach vorn ist der Nerv zwar von ihm abgegliedert, liegt ihm aber noch dicht an, während er in der Nähe des Kopfes weiter in die Tiefe gerückt und zwischen die Muskeln geraten ist. An den Stellen, an denen sich der Nerv von seinem Ursprungsort entfernt hat, bleibt er nur mittels feiner Nebenzweige mit der Anlage der Seitenorgane in Verbindung.

Der histologische Prozeß der Nervenfaserbildung läuft dabei nach DOHRN in folgender Weise ab: „Es gestalten sich aus den Ektodermzellen, deren Plasma zunimmt und sich streckt, zusammenhängende Stränge; diese lösen sich vom Ektoderm ab, treten aus dem Verbande desselben heraus, bleiben aber an verschiedenen Stellen durch Zweige mit demselben verbunden, und an allen diesen Stellen stülpt sich das Ektoderm allmählich ein und bildet die Anfänge je einer Ampulle; diese bleibt also von Anfang an mit den sich entwickelnden Nerven, also auch mit dem Ganglion, in Zusammenhang."

Die Kerne der Ektodermzellen aber, deren Protoplasma die Nervenfibrillen differenzieren werden zu den Kernen der SCHWANNschen Scheide.

Ähnliche Befunde sind auch bei mehreren Ästen anderer Kopfnerven bei Selachierembryonen gemacht worden. Vom Facialis z. B. sieht WIJHE einen kurzen Ast nahe seinem Ursprung aus dem Gehirn mit einer verdickten, aus Zylinderzellen zusammengesetzten Stelle der Epidermis derart verschmolzen, daß er nicht sagen kann, ob an der Übergangsstelle die Zellenkerne zum Nerven oder zu seinem Endorgan gehören. An einem vorgerückteren Stadium ist der ältere Teil des Nerven von der Anlage des Endorgans abgelöst, in die Tiefe gerückt, durch zwischendringendes Bindegewebe von der Haut getrennt und mit dem Endorgan nur durch feine Nebenzweige verbunden. Das fortwachsende, jüngere Ende des Nerven hängt aber noch mit dem Ektoderm zusammen.

Auch bei den höheren Wirbeltieren haben BEARD, FRORIEP, KASTSCHENKO ähnliches beobachtet. Sie finden nämlich die Ganglienanlagen des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus am dorsalen Rande der ihnen entsprechenden Schlundspalten in breiter Ausdehnung längere Zeit mit dem Epithel verschmolzen, das verdickt ist und sich als ein Grübchen in die Tiefe gesenkt hat. In den Verbindungen erblicken sie die Anlagen branchialer Sinnesorgane, welche nicht mehr zur völligen Entwicklung gelangen. Auch hält FRORIEP nach seinen Befunden die Deutung für zulässig, daß an den Stellen, wo die Verschmelzung vorliegt, Bildungsmaterial aus der Epidermis in die Tiefe trete, um sich an der Bildung der Nervenbahnen zu beteiligen. Noch bestimmter spricht sich BEARD dahin aus, daß die sensiblen Nervenelemente des ganzen peripheren Nervensystems als Differenzierungen des äußeren Keimblattes unabhängig vom Zentralnervensystem entstehen.

Fig. 563. Fig. 564.

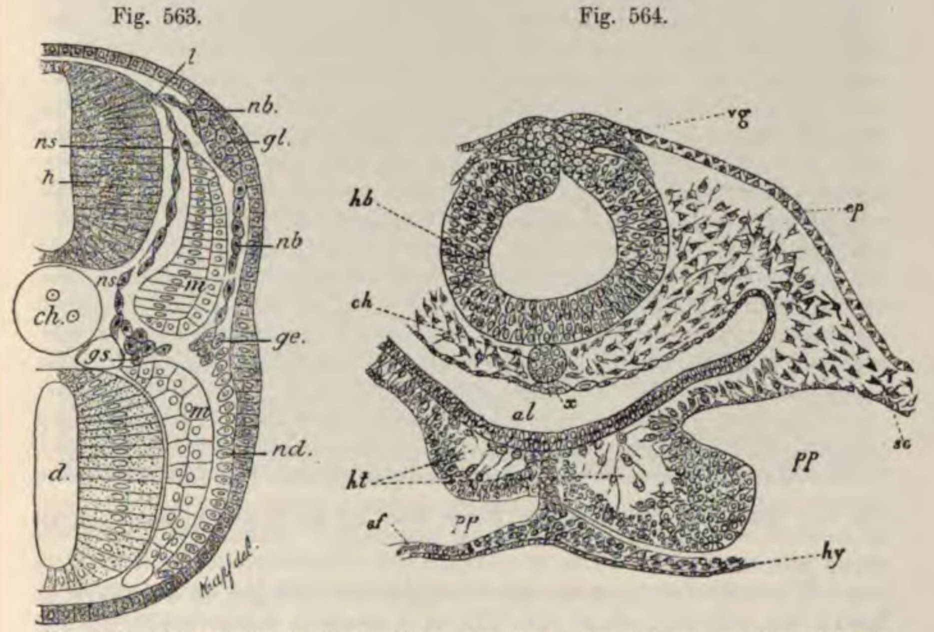


Fig. 563. **Querschnitt durch den Kopf einer Larve von Petromyzon Planeri in der Gegend des Hinterhirns.** Nach KUPFFER. *ch* Chorda; *d* Darm; *m* Mesoderm; *ns* dorsaler Spinalnerv; *nb* branchialer Spinalnerv; *gl* Hinterende des Ganglion laterale vagi; *ge* Ganglion epibranchiale; *nd* Neurodermis.

Fig. 564. **Querschnitt durch den Hinterkopf eines Hühnerembryos von 30 Stunden.** Nach BALFOUR. *hb* Hinterhirn; *vg* Vagus; *ep* Epiblast *ch* Chorda; *x* Entodermverdickung (möglicherweise ein Rudiment des subchordalen Stranges); *al* Schlund; *ht* Herz; *pp* Leibeshöhle; *so* Rumpfplatte; *sf* Darmplatte; *hy* Entoderm.

Als Beweis hierfür lassen sich ferner junge Larven von Petromyzon verwerten. Sie sind insofern ein wichtiges Objekt, weil bei ihnen das Mesenchymgewebe sich erst verhältnismäßig spät anlegt, zu einer Zeit, wo schon die ersten Nervenbahnen entwickelt sind. Diese sind anfangs, wie KUPFFER gefunden hat, Ketten aneinandergereihter Zellen (Fig. 563 *l*, *ns*, *nb*), die teils vom Nervenrohr, teils von der Epidermis abstammen und mit verdickten Stellen derselben (besonderen Ganglien-

anlagen hier und da in Verbindung stehen. Derartige, in früher Entwickelung bestehende Zusammenhänge gewisser Nervenstämme mit dem äußeren Keimblatt sprechen für meine schon oben (S. 568) erwähnte Hypothese, daß die sensiblen Nerven der Wirbeltiere ursprünglich aus einem subepithelialen Nervenplexus entstanden sind, wie solcher in der Epidermis vieler wirbelloser Tiere besteht. Auch fallen sie schwer ins Gewicht zugunsten der Anschauung, nach welcher die Nervenfasern [illegible] zu Reihen verbunden haben, in ähnlicher Weise, wie die Muskelfibrillen vom Protoplasma vieler Muskelkörperchen und die Bindegewebsfasern von vielen Bindegewebszellen gebildet werden.

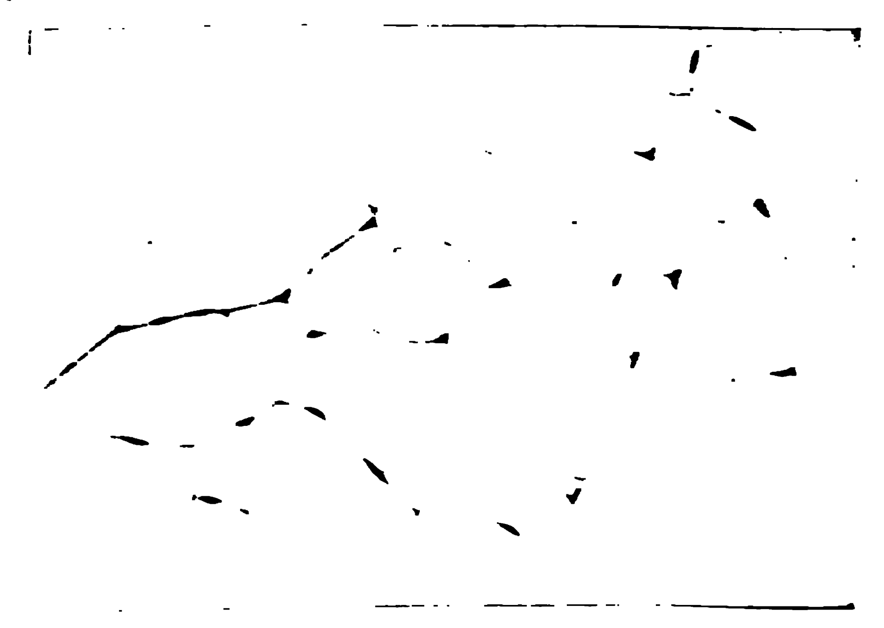


Fig. [illegible] Nervenbündel aus dem Schwanz einer 2,5 cm langen Salamanderlarve.

die Neuroblasten auch das Myelin der markhaltigen Fasern abscheiden und selbst zu den Kernen der SCHWANNschen Scheide werden.

Das Studium der Regeneration der peripheren Nerven hat auch in den letzten Jahren wertvolle Ergebnisse (BETHE, BARFURTH), geliefert, welche, wie hier nur kurz erwähnt sei, darauf hinweisen, daß die SCHWANNschen Kerne bei der Neubildung der Nervenfibrillen, die infolge der Durchschneidung zerfallen und aufgelöst werden, eine wichtige Rolle spielen, daß sie daher für das Leben der Nervenfasern eine höhere Bedeutung haben, als ihnen bisher von den meisten Forschern beigemessen wurde.

c) Die Entwicklung der Hirnnerven.

Die Untersuchungen der letzten Jahre, welche besonders von BALFOUR, MARSHALL, KÖLLIKER, WIJHE, FRORIEP, RABL, KASTSCHENKO, KUPFFER, HIS ausgeführt worden sind, haben über die Entwicklung der Hirnnerven, über ihr Verhalten zu den Kopfsegmenten und über ihre Stellung zu den Spinalnerven bedeutsame Resultate gefördert. Auch am Gehirn entstehen, wie am Rückenmark, teils dorsale, teils ventrale Wurzeln. Schon zurzeit, wo die Hirnplatte noch nicht ganz zum Rohr geschlossen ist (Fig. 564), bildet sich jederseits an der Umschlagsstelle in das Hornblatt eine Nervenleiste (*vg*), welche ziemlich weit vorn beginnt und sich auf Schnittserien kontinuierlich nach rückwärts verfolgen läßt, wo sie sich in die Nervenleiste des Rückenmarks fortsetzt. Wenn etwas später der Verschluß und die Ablösung der Hirnblasen vom Hornblatt erfolgt ist, liegt die Leiste dem Dach des Hirnrohrs auf und ist in der Medianebene mit ihm verschmolzen. Aus dieser Anlage sondern sich nun die meisten Hirnnerven in ähnlicher Weise wie die dorsalen Wurzeln der Spinalnerven, nämlich: der Trigeminus mit dem Ganglion Gasseri, der Acusticus und Facialis mit dem Ganglion acusticum und dem Ganglion geniculi, der Glossopharyngeus und Vagus mit dem dazu gehörigen Ganglion jugulare und nodosum. Die dorsal entspringenden Nerven rücken später mit ihren Ursprüngen an der Seitenwand der Hirnblasen weiter nach der Basis herab.

Alle übrigen nicht namhaft gemachten Hirnnerven, also: Oculomotorius, Trochlearis, Abducens, Hypoglossus, Accessorius entwickeln sich als einzelne Auswüchse der Hirnblasen näher ihrer Basis und außer Zusammenhang mit der Nervenleiste, vergleichbar den vorderen Wurzeln des Rückenmarks.

Vom Hypoglossus der Säugetiere findet FRORIEP, daß er außer den ventralen auch noch dorsale Ursprungswurzeln mit kleinen Ganglienzellen besitzt. Dieselben bilden sich später zurück.

Trotz dieser wichtigen Übereinstimmung besteht aber auch ein erheblicher Unterschied in der Nervenverteilung zwischen Kopf und Rumpf, und zwar in dreifacher Hinsicht.

1. Es versorgen am Kopf die ventralen motorischen Wurzeln (Oculomotorius, Trochlearis, Abducens, Hypoglossus) nur einen Teil der Muskulatur, nur die Augenmuskeln und einige Muskeln, die vom Schädel zum Schultergürtel ziehen, also Muskeln, die sich, wie früher gezeigt wurde, aus den Kopfsegmenten anlegen. Andere Muskelgruppen, die von den Kopfseitenplatten abstammen, werden von dem dorsal entstehenden Trigeminus und Facialis innerviert. Danach würden sich die dorsalen Nervenwurzeln des Kopfes von denen des Rumpfes in

[illegible] sensible, als auch [illegible] würde somit für [illegible] Modifikation erfahren und [illegible] Gesetz, welchem auch [illegible]

[illegible] nicht nur sensibel [illegible] nicht aber die [illegible] Muskeln."

[illegible] innervieren aber nur die [illegible] der Seitenplatten."

[illegible] Verhältnis eröffnet uns [illegible] Entwicklung der Kopf[illegible] Ergebnissen, die [illegible] zusammengefaßt hat. „be[illegible] Wurzeln, von denen [illegible] aus dem Gehirn [illegible] Wurzeln gehören der [illegible] Spinalnerven. Die zwei [illegible] gehören in eine Reihe [illegible] Es ist also für das [illegible] Nervenwurzeln in [illegible] der Hisschen ventralen Z[illegible] Bodenplatte und bildet [illegible] Wurzeln der Spinal[illegible] Rande der Hisschen dorsalen Z[illegible] die aus den Ganglien [illegible] Wurzeln [illegible]."

Man [illegible] Hypothese [illegible], daß jedes Kopfsegment [illegible] einen segmentalen Nerven besaß, der sich aus drei Wurzeln zusammensetzte, einer sensiblen und zwei motorischen, d. h. einer lateralen und einer ventralen motorischen Wurzel. Die laterale Wurzel bildet das Erkennungszeichen eines typischen Kopfnerven; man hat sie lange Zeit übersehen, weil sie so eng mit der aus dem Ganglion stammenden dorsalen Wurzel verbunden ist, daß man sie allgemein für einen Teil derselben hielt."

2. Es kommen im Bereich des Kopfes außer dem „spinalen Nervensystem", das auch am Rumpf sich findet, noch Nervenzweige und Ganglien vor, welche KUPFFER als branchiales System zusammenfaßt und dem spinalen gegenüberstellt. Das branchiale System ist bei Petromyzon, wo es KUPFFER untersucht hat, gut ausgeprägt, scheint aber auch den übrigen Wirbeltieren nicht zu fehlen.

Nach KUPFFER sondert sich bei Petromyzon die Nervenanlage, die als Leiste aus der dorsalen Kante des Hirnrohrs hervorwächst, am Kopf frühzeitig in zwei getrennte Züge (Fig. 653), 1. in einen Zug (*ns*), der zwischen Hirn und Mesoderm ventral herabsteigt, in einem Spinalganglion (*gs*) endet und sich der dorsalen Wurzel eines Spinalnerven vergleichen läßt, und 2. in einen Zug, der nach außen vom Mesoderm sich unter der Epidermis ausbreitet und den branchialen Ast (*nb*) darstellt, der einem typischen Spinalnerven fehlt. Mit ihm sind mehrere, nur dem Kopfbereich eigentümliche Ganglienanlagen verbunden, die als Ganglion laterale (*gl*) und epibranchiale (*ge*) bezeichnet werden.

3. Während im Rumpf die aus dem Rückenmark entspringenden [illegible]ervenpaare eine streng durchgeführte segmentale Anordnung zeigen,

ist der Nachweis einer solchen für die Kopfnerven mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden. Seit GEGENBAURS Untersuchung über das Kopfskelett der Selachier ist vielfach die Frage erörtert worden, ob die Nerven am Kopf sich auf einzelne Segmente in ähnlicher Weise wie am Rumpf verteilen lassen.

Da die Ansichten der einzelnen Forscher hinsichtlich der im Kopfbereich vorhandenen Mesodermsegmente, wie wir früher gesehen haben, noch weit auseinandergehen, kann es nicht wundernehmen, daß auch die Frage der Verteilung der Nerven auf die einzelnen Segmente in verschiedener Weise beantwortet wird.

Nach WIJHE sind am Kopf der Selachier 9 Segmente zu unterscheiden. Zum 1. gehören der Ramus ophthalmicus des Trigeminus und als motorische Wurzel der Oculomotorius. Das 2. Segment versorgt der übrige Teil des Trigeminus mit dem ventral entstehenden Trochlearis. Die dorsale Wurzel des 3. (und 4.?) Segments repräsentiert der Acusticofacialis, die ventrale der Abducens. Das 5. Segment besitzt nur den rein sensiblen, aus der Nervenleiste entspringenden Glossopharyngeus. Das 6.—9. Segment werden vom Vagus und Hypoglossus innerviert, von denen der erste einer Reihe dorsaler, der zweite einer Reihe ventraler Wurzeln entspricht. Eine Tabelle über die Metamerie des Ammocoetes gibt HATSCHEK im Anatomoischen Anzeiger, 1893, S. 91. Ausführlich wird die Frage auch in dem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte von S. MINOT behandelt; daselbst findet sich auch eine eingehende, auf den Untersuchungen von HIS fußende Darstellung über Entwicklung und Ursprung der menschlichen Kopfnerven. (Deutsche Ausgabe S. 652—679.)

Wie aus dem kurzen Überblick hervorgeht, bestehen noch manche ungelöste Probleme auf dem schwierigen Gebiet der Entwicklung des peripheren Nervensystems. Ohne mich in eine weitere Erörterung der uns hier entgegentretenden Gegensätze einzulassen, beschließe ich diesen Abschnitt mit einer vergleichend-anatomischen Betrachtung, welche mir geeignet erscheint, für den BELLschen Lehrsatz oder die Tatsache des getrennten Ursprungs der sensiblen, dorsalen und der motorischen, ventralen Wurzelfasern die morphologische Erklärung zu liefern.

Bei Amphioxus und bei den Cyclostomen sind motorische und sensible Nervenfasern nicht nur an ihrem Ursprung aus dem Rückenmark, sondern auch in ihrer ganzen peripheren Verbreitung vollständig voneinander getrennt; jene begeben sich von ihrem Ursprung am Rückenmark direkt zu den Muskelsegmenten, diese steigen an die Oberfläche empor, um sich überall in der Haut auszubreiten und zu den Sinneszellen und Sinnesorganen in ihr zu treten. Die bei Amphioxus und den Cyclostomen noch scharf durchgeführte Sonderung des peripheren Nervensystems in einen sensiblen und in einen motorischen Abschnitt erklärt sich aus der räumlich gesonderten Entstehung ihrer betreffenden Endgebiete, da die Sinneszellen aus dem äußeren Keimblatt, die willkürlichen Muskelmassen aus einem Bezirk des mittleren Keimblattes ihren Ursprung nehmen. Daher haben sich die sensiblen Nervenfasern im Anschluß an das äußere Keimblatt, die motorischen im Anschluß an die Muskelsegmente aus dem Rückenmark entwickelt.

Als die ursprüngliche Lage der sensiblen Nervenfasern betrachte ich die subepitheliale in der Weise, wie wir bei vielen wirbellosen Tieren das ganze periphere, sensible Nervensystem als einen in der untersten Schicht der Epidermis gelegenen Plexus ausgebildet finden. Darauf, daß ein solches Lageverhältnis auch für die Wirbeltiere das ursprüngliche gewesen ist, scheinen mir die oben referierten, wichtigen Befunde hinzuweisen, nach denen viele Hautnerven (N. lateralis usw., Fig. 566 *nl*) mit der Epidermis bei ihrer Entstehung verschmolzen sind und sich

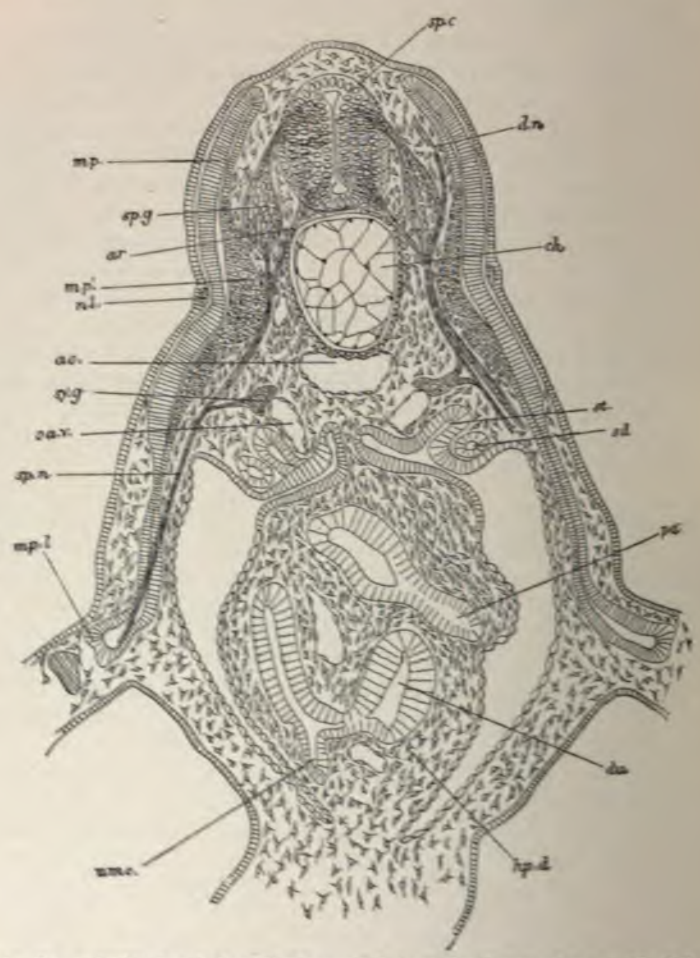


Fig. 566. **Querschnitt durch den Vorderrumpf eines Scylliumembryos.** Nach BALFOUR. Zwischen der dorsalen Rumpfwand und der Bauchwand, an welcher der Ansatz vom Stiel des Dottersackes getroffen ist, spannt sich ein breites, zellenreiches Mesenterium aus und trennt die Leibeshöhle vollständig in eine linke und eine rechte Hälfte. Im Mesenterium ist zweimal das Duodenum (*du*) getroffen, welches nach oben die Anlage des Pankreas (*pan*), nach unten die Anlage der Leber *hpd* abgibt. Ferner sieht man die Abgangsstelle des Dotterganges (*umc*) vom Duodenum; *spc* Rückenmark; *spg* Ganglion der hinteren Wurzel; *ar* vordere Wurzel; *dn* dorsalwärts verlaufender, von der hinteren Wurzel entspringender Ast; *mp* Muskelplatte; *mp*¹ der bereits in Muskeln umgewandelte Teil derselben; *mpl* ein Teil der Muskelplatte, aus dem die Muskeln der Extremitäten hervorgehen; *nl* Nervus lateralis; *ao* Aorta; *ch* Chorda; *syg* Sympathicusganglion; *cav* Cardinalvene; *spn* Spinalnerv; *sd* Urniergang; *st* Urnierenkanälchen.

erst nachträglich von ihr ablösen, um in das unterliegende Mesenchym tiefer hineinzurücken.

Wenn mit Ausnahme des Amphioxus und der Cyclostomen bei allen übrigen Wirbeltieren sensible und motorische Nervenfasern bald nach ihrem getrennten Ursprung aus dem Rückenmark sich zu gemischten Stämmen verbinden, so sehe ich hierin einen abgeleiteten Zustand und halte ihn namentlich durch folgende, entwicklungsgeschichtliche Momente verursacht, durch die Lageveränderung des Rückenmarks und der Muskelmassen und durch die bedeutende Zunahme der Stützsubstanzen.

Da das Rückenmark von seinem Mutterboden weit ab in tiefere Schichten des Körpers zu liegen kommt, werden auch die Hautnerven ihm folgen müssen und an ihrem Ursprung sich dementsprechend von ihrem Endgebiet entfernen. Indem auch andererseits die Muskelplatten um das Nervenrohr herumwachsen, werden einzelne motorische und sensible Nervenstränge auf dem Wege zu ihren Endgebieten einander nahe gebracht werden. Besonders aber wird dies überall da eintreten, wo die motorischen und die sensiblen Endgebiete wie an den Extremitäten vom Ursprung der Nerven aus dem Rückenmark weit abliegen. Die so veranlaßte gegenseitige Annäherung sensibler und motorischer Nervenzüge wird schließlich zur Entstehung gemeinsamer Bahnen führen nach demselben Prinzip vereinfachter Organisation, nach welchem sich auch die Gefäße dem Verlauf der Nerven auf das innigste anschließen.

3. Die Entwicklung des Sympathicus.

Die Entwicklung des sympathischen Nervensystems ist noch von wenigen Seiten untersucht worden. BALFOUR gab zuerst an, daß es im Zusammenhang mit den Hirn- und Rückenmarksnerven seinen Ursprung nimmt und daher, wie diese, in letzter Instanz vom äußeren Keimblatt abzuleiten ist. Bei Selachiern fand er die sympathischen Ganglien (Fig. 566 *sy.g*) als kleine Anschwellungen an den Hauptstämmen der Spinalnerven (*sp.n*) etwas unterhalb ihrer Ganglien (*sp.g*). An älteren Embryonen entfernen sie sich nach BALFOURS Angaben weiter von den Spinalknoten und treten dann nachträglich untereinander durch Entwicklung von Längskommissuren zu einem Grenzstrang zusammen.

Am eingehendsten hat sich ONODI in einer auf mehrere Wirbeltierklassen sich erstreckenden Untersuchung mit der Entstehung des Sympathicus beschäftigt. Nach ihm stammen, wie es BALFOUR vermutet hat und wie auch neuerdings BEARD, HIS sen. und jun. bestätigen, die sympathischen Ganglien direkt von den spinalen ab. Wie bei den Fischen am besten zu verfolgen ist, wuchern die Spinalganglien an ihrem ventralen Ende. Die gewucherte Partie löst sich ab und rückt als Anlage eines sympathischen Ganglions mehr ventralwärts. Die Anlagen der einzelnen Segmente sind anfangs voneinander isoliert. Der Grenzstrang ist ein sekundäres Produkt, dadurch entstanden, daß die einzelnen Ganglien einander entgegenwachsen und sich verbinden. Von ihm leiten sich dann ferner die sympathischen Ganglien und Geflechte der Brust- und Leibeshöhle ab. So läßt HIS jun. von den Ganglien des Grenzstranges Gruppen von Ganglienzellen in die Herzanlage aktiv einwandern und die dort gelegenen Herzganglien bilden (HIS, Entwicklung des Herznervensystems bei den Wirbeltieren).

ACHTZEHNTES KAPITEL.

Die Organe des äußeren Keimblattes.

II. Die Entwicklung der Sinnesorgane. Auge, Gehör- und Geruchsorgan.

Wie für das Zentralnervensystem, so bildet das äußere Keimblatt den Mutterboden für die höheren Sinnesorgane: für das Auge, für das Gehör- und das Geruchsorgan. Denn es liefert das Sinnesepithel einen Bestandteil, der im Vergleich zu den übrigen, vom Mesenchym abstammenden Teilen an Volumen zwar sehr zurücktritt, dafür aber sowohl in funktioneller als in morphologischer Hinsicht weitaus der wichtigste ist. Ob ein Sinnesorgan zum Sehen, Hören, Riechen oder Schmecken geeignet ist, hängt in erster Linie vom Charakter des Sinnesepithels, d. h. davon ab, ob es aus Seh-, Hör-, Riech- oder Geschmackszellen zusammengesetzt ist. Aber auch in morphologischer Hinsicht steht der epitheliale Teil im Vordergrund, indem er vorzugsweise die Grundform der Sinnesorgane bestimmt und den festen Mittelpunkt abgibt, um welchen sich die übrigen, mehr akzessorischen Bestandteile herum anordnen. Am deutlichsten läßt sich der genetische Zusammenhang mit dem äußeren Keimblatt bei manchen Wirbellosen erkennen, insofern hier noch dauernd die Sinnesorgane in der Epidermis gelegen sind, während sie sich bei den Wirbeltieren bekanntlich zum Schutze in tiefere Gewebsschichten einbetten. Ich beginne mit dem Auge und wende mich dann zum Gehör- und Geruchsorgan.

A. Die Entwicklung des Auges.

Wie bereits bei der Beschreibung des Gehirns hervorgehoben wurde, stülpt sich die Seitenwand des primären Vorderhirns (Fig. 567 bis 569) nach außen hervor und liefert die primären Augenblasen (*au*), welche sich mehr und mehr abschnüren und nur noch durch einen engen Stiel mit dem Zwischenhirn in Verbindung bleiben (Fig. 568 u. 569 A, *st*). Sie besitzen im Innern eine Höhle, die durch den engen Kanal des Augenblasenstiels in das Ventrikelsystem des Gehirns übergeht. Bei manchen Wirbeltieren, bei denen das Zentralnervensystem als solide Bildung angelegt wird, wie bei den Cyclostomen und Knochenfischen, sind auch die Augenblasen ohne Hohlraum; ein solcher tritt erst später zutage, wenn sich das Zentralnervensystem zu einem Rohre aushöhlt.

Da das Gehirn längere Zeit nur durch eine außerordentlich dünne Bindegewebsschicht von dem Hornblatt getrennt ist, so legen sich an

letzteres auch die primären Augenblasen bei ihrer Hervorstülpung entweder unmittelbar an, wie beim Hühnchen, oder werden, wie bei den Säugetieren, von ihm nur durch eine sehr dünne Zwischenschicht getrennt.

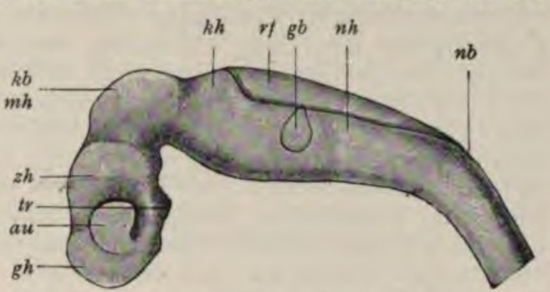


Fig. 567. **Gehirn eines menschlichen Embryos der 3. Woche** (*Lg*). Profilkonstruktion nach His. *gh* Anlage vom Großhirn; *zh* desgl. vom Zwischenhirn; *mh* Mittelhirnblase; *kh* und *nh* Anlage vom Kleinhirn und Nachhirn; *au* Augenblase; *gb* Gehörbläcshen; *tr* Trichter (Infundibulum); *rf* Rautenfeld; *nb* Nackenbeuge; *kb* Kopfbeuge.

An jeder Augenblase (Fig. 568) können wir eine laterale (*au.l*), eine mediale, eine obere und eine untere Fläche (*st*) unterscheiden. Als laterale bezeichne ich die Fläche, welche an der Körperoberfläche das Hornblatt berührt, als mediale die entgegengesetzte, mit dem Augenblasenstiel verbundene, als untere endlich die Fläche (*st*), welche in einer Flucht mit der Basis des Zwischenhirns (*tr*) liegt. Es wird diese Bezeichnung zweckmäßig sein, um uns über die Wandlungen zu orientieren, welche die Augenblase in ihrer Form dadurch erfährt, daß sie an zwei Stellen, nämlich an ihrer lateralen und an ihrer unteren Fläche eingestülpt wird. Die eine Einstülpung hängt mit der Entwicklung der Linse, die andere mit der Entwicklung des Glaskörpers zusammen.

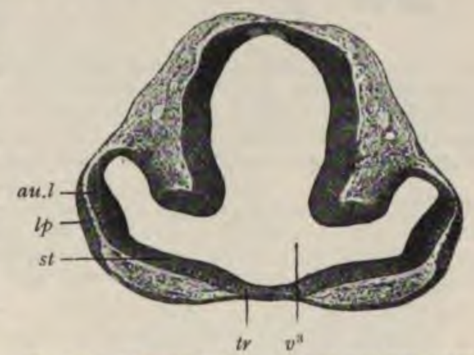


Fig. 568. **Querschnitt durch das vordere Kopfende des am Anfang der 4. Woche stehenden menschlichen Embryos, der in Fig. 369 abgebildet ist.** Der Schnitt geht durch das primäre Vorderhirnbläschen, aus dessen Seitenwandungen sich die primären Augenblasen ausgestülpt haben. *au.l* laterale Wand der Augenblase; *st* ihre untere Wand, welche in den Sehstiel (*st*) übergeht; *lp* Linsenplatte; v^3 Hohlraum im Vorderhirnbläschen (3. Ventrikel), der sich in den Hohlraum des Augenstiels (*st*) und der Augenblase fortsetzt; *tr* Boden des Vorderhirnbläschens, der, zwischen den beiden Sehstielen gelegen, sich später nach unten zum Trichter ausstülpt. Da in dieser Gegend kein Mesenchym entwickelt ist, liegt das äußere Keimblatt dem Hirnboden dicht an und liefert später die Rathkesche Tasche.

Die erste Anlage der Linse erfolgt beim Huhn schon am 2. Tage der Bebrütung, beim Kaninchen etwa 10 Tage nach der Befruchtung des Eies, beim Menschen am Anfang der 4. Woche (Fig. 568). An der Stelle, wo das Hornblatt über die Oberfläche der primären Augenblase hinzieht, verdickt es sich ein wenig und liefert die Linsenplatte (*lp*), welche sich bald darauf zu einer kleinen Grube einstülpt (Fig. 569 A, *lg*). Indem die Linsengrube, die zuerst von Anatomen Huschke beim Hühnerembryo entdeckt worden ist, sich vertieft, wobei ihre Ränder sich entgegenwachsen und sich endlich berühren, wandelt sie sich in das Linsensäckchen

(Fig. 569 B, *ls*) um, welches noch eine Zeitlang durch einen soliden Epithelstrang (*lst*) den Zusammenhang mit seinem Mutterboden, dem Hornblatt, bewahrt. Bei seiner Abschnürung treibt natürlich das Säckchen die ihm dicht anliegende, laterale Wand der Augenblase vor sich her und stülpt sie gegen die mediale Wand zu ein.

Gleichzeitig mit der Linsenentwicklung wird die primäre Augenblase auch von unten her eingestülpt längs einer Linie, die von der Gegend der Linsenplatte (Fig. 568 *lp*) zum Augenblasenstiel (*st*) reicht und sich auf diesem selbst eine Strecke weit noch fortsetzt. Es wuchert hier vom einhüllenden embryonalen Bindegewebe eine Blutgefäßschlinge, in weiche, gallertige Substanz eingebettet, gegen die untere Wand der primären Augenblase und ihres Stieles vor und drängt sie nach oben vor sich her (Fig. 570 *aus*).



Fig. 569. **Zwei Schemata zur Entwicklung des Auges.** A Die primäre Augenblase *au*, durch einen hohlen Stiel *st* mit dem Zwischenhirn *zh* verbunden, wird infolge der Entwicklung der Linsengrube *lg* eingestülpt. B Die Linsengrube hat sich zum Linsensäckchen (*ls*) abgeschnürt. Aus der Augenblase ist der Augenbecher mit doppelten Wandungen, einer inneren *ib* und einer äußeren *ab* entstanden; *lst* Linsenstiel; *gl* Glaskörper.

Fig. 570. **Plastische Darstellung des Augenbechers mit Linse und Glaskörper.** *ab* äußere Wand des Bechers; *ib* innere Wand desselben; *h* Hohlraum zwischen beiden Wänden, welcher später ganz verschwindet; *Sn* Anlage des Sehnerven (Augenblasenstiel mit Rinnenbildung an seiner unteren Fläche); *aus* Augenspalte; *gl* Glaskörper; *l* Linse.

Infolge beider Einstülpungen (Fig. 569 u. 570) gewinnt die Augenblase die Form eines Bechers oder einer Schale, zu welcher ihr Stiel (*Sn*) gleichsam den Fuß abgibt. Der A u g e n b e c h e r, wie wir von jetzt ab die Bildung bezeichnen können, zeigt aber zwei Eigentümlichkeiten. Einmal besitzt er an seiner unteren Wand noch einen Defekt (Fig. 570 *aus*); denn es verläuft hier eine Spalte (*aus*) vom Rande der weiten, die Linse (*l*) umfassenden Öffnung bis zum Ansatz des Stiels (*Sn*). Sie wird durch die Entwicklung des Glaskörpers (*gl*) bedingt und führt den Namen der f ö t a l e n A u g e n s p a l t e. Anfänglich ist sie ziemlich weit, verengert sich dann aber immer mehr, indem die Spaltenränder zusammenrücken, und schließt sich endlich vollständig. Zweitens ist der Augenbecher, ähnlich dem als Spielzeug gebräuchlichen Vexierbecher mit doppelten Wandungen versehen, die längs der vorderen Öffnung und der unteren Spalte ineinander übergehen. Sie sollen im folgenden als inneres (Fig. 569 B u. 570 *ib*) und äußeres Blatt (*ab*) unterschieden werden; jenes ist der eingestülpte, dieses der nichteingestülpte Teil der primären Augenblase.

In den Größenverhältnissen des embryonalen Auges macht sich ein sehr auffälliger Unterschied zwischen den Vögeln und den Säuge-

tieren, namentlich dem Menschen, bemerkbar. Bei letzterem ist die Augenanlage ganz erheblich kleiner. Der Unterschied, der später noch viel größer wird, macht sich schon auf dem Becherstadium geltend. Eine gute Vorstellung gewinnt man hiervon durch die nebenstehende Abbildung (Fig. 571), von dem Modell des Hirnrohrs eines 4 Wochen alten menschlichen Embryos. Am Diencephalon (*zw*), aus dessen vorderer Wand sich schon die Hemisphärenblase (*he*) ausgestülpt hat, sitzt seitwärts ein Augenbecher an, der im Vergleich zum Hirnrohr und zu dem entsprechenden Stadium des Huhnes klein zu nennen ist. Auch der Augenstiel ist kurz. Schön ist an dem Modell auch die Lage und der Verlauf der fötalen Augenspalte zu sehen, der, am Becherrand beginnend, sich auf den Augenstiel fortsetzt.

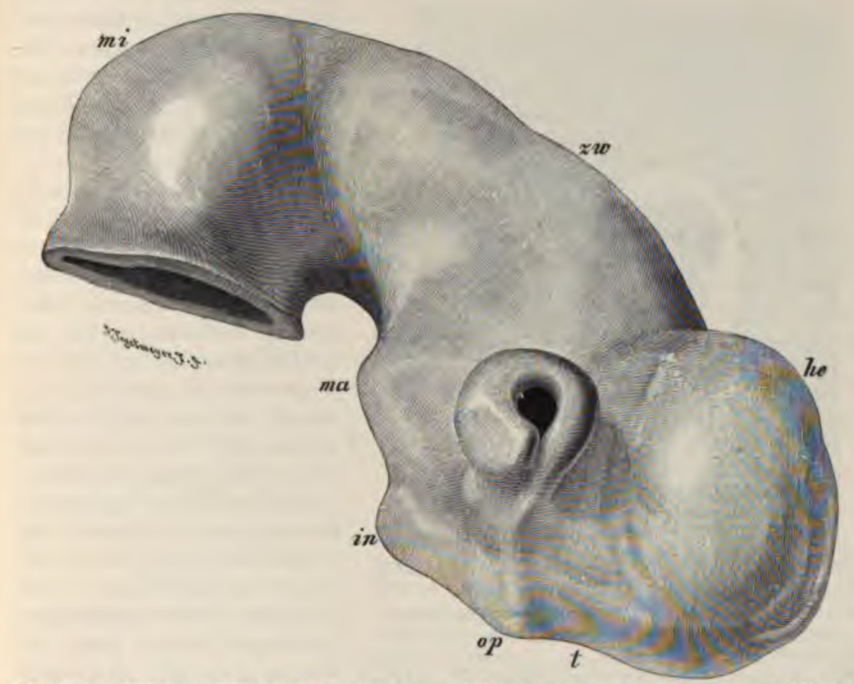


Fig. 571. **Mittel- und Vorderhirn eines menschlichen Embryo vom Ende der 4. Woche, Ansicht von rechts und unten.** Mit Benutzung des Modells von His und Ziegler nach Froriep. Vergr. ca. 37:1. *he* Hemisphärenblase; *in* Trichter; *ma* Processus mammillaris; *mi* Mittelhirn; *op* Torus opticus; *t* Lamina terminalis; *zw* Zwischenhirn.

Beim Beginn der Einstülpung (Fig. 570) sind beide Blätter (*ab*) u. *ib*) noch durch einen Zwischenraum (*h*) getrennt, der durch den Augenblasenstiel (*Sn*) in den 3. Ventrikel führt, in der Folgezeit aber in demselben Maße enger wird, als sich im Innern der Glaskörper (*gl*) vergrößert. Auch auf dem Durchschnitt durch das Auge eines menschlichen Embryo (Fig. 572) ist noch ein kleiner Zwischenraum zwischen den doppelten Wandungen des Bechers zu sehen. Schließlich kommen äußeres und inneres Blatt dicht aufeinander zu liegen (Fig. 573 *pi* u. *r*). Den Inhalt des Auges bilden dann die Anlagen der Linse (*le* u. *lf*) und des Glaskörpers (*g*). Der Glaskörper füllt den Grund, die Linse die Öffnung des Bechers aus.

Bei dem Einstülpungsprozeß hat auch der Augenblasenst
Form verändert. Ursprünglich ist er ein enges Rohr mit ep
Wandung, geht dann aber in einen mit doppelter Epithelw
sehenen Halbkanal über, indem seine untere Fläche durch di
gewebswucherung, welche nach vorn den Glaskörper liefert,
eingestülpt wird (Fig. 570 u. 571). Später legen sich die Rä
Halbkanals zusammen und verwachsen untereinander. Hierdu
der Bindegewebsstrang mit der in ihm verlaufenden Arteria
retinae in das Innere des Stiels, der nun eine ganz kompakte
darstellt, aufgenommen.

An der Entwicklung des ganzen Auges nimmt endlich
Gewebe des Zwischenblattes, abgesehen davon, daß es einen
Glaskörpers liefer
weiteren Anteil, ind
an den Augenbe
grenzende Schicht
Blutgefäßhaut (Fi
und zur Faserh
Auges differenziert

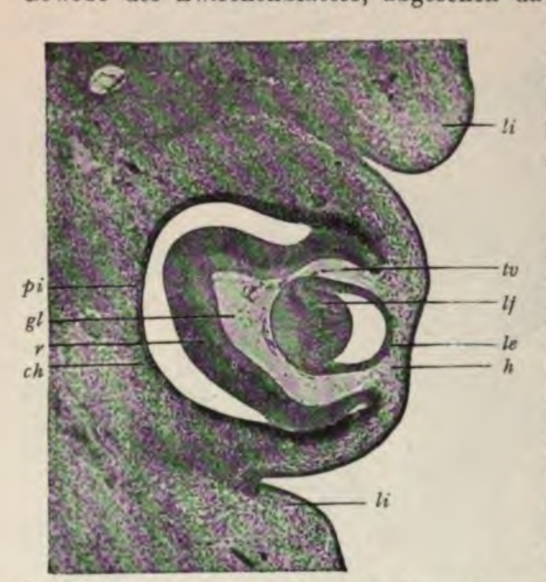


Fig. 572. **Durchschnitt durch das Auge eines menschlichen Embryos aus dem 2. Monat.** *pi* Pigmentepithel = äußere Lamelle des Augenbechers; *r* Retina = innere Lamelle des Augenbechers; zwischen beiden Lamellen des Bechers ist noch ein schmaler Hohlraum vorhanden; *gl* Anlage des Glaskörpers mit Gefäßen; *ch* Mesenchym. Anlage der Chorioidea und Sklera; *tv* Tunica vasculosa lentis; *lf* hintere verdickte Wand des Linsensäckchens, deren Zellen zu den Linsenfasern ausgewachsen sind; *le* dünnere, vordere Wand (Linsenepithel); *h* Anlage der Hornhaut; *li* Augenlider.

Nachdem ic
kurzen Zügen die
der wichtigsten
teile des Auges ge
habe, wird es im f
meine Aufgabe s
Entwicklung jedes
Teiles im besond
nauer zu verfolg
werde mit Linse u
körper beginnen, d
Augenbecher überg
hier zugleich die En
der Blutgefäße
Faserhaut des Aug
des Sehnerven bes
in einem letzten
werde ich die
lungsgeschichte d
Augenbecher hin
den, akzessorische
der Augenlider, de
drüse und des Tr
führganges darstel

1. Die Entwicklung der Linse.

Wenn man die Entwicklung der Linse in der Reihe der
tiere hindurch verfolgt, lassen sich am skizzierten Vorgang
Modifikationen unterscheiden. Bei Teleostiern und Selachiern (
schnürt sich vom Ektoderm eine solide Knospe ab, die nac
hohl wird; bei den Amphibien, deren äußeres Keimblatt früh
eine Grund- und Deckschicht deutlich gesondert ist, stülpt
erste allein zum Linsengrübchen ein, während die Deckschi

darüber hinwegzieht. Bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren besteht von Anfang an die Linsenplatte aus einer einfachen Lage zylindrischer Zellen und wandelt sich zur Grube und Blase in der Weise um, wie es oben schematisch beschrieben wurde. Dabei bieten einige Säugetiere, wie Kaninchen- und Schafembryonen, noch einen besonderen, öfters erwähnten Befund dar. In der Linsengrube und später im Säckchen beobachtet man einen dem eigentlichen Linsenepithel aufliegenden Pfropf locker zusammenhängender Zellen, die NUSSBAUM sich von der Grundschicht des Ektoderms abtrennen läßt. An ihnen bemerkt man Zeichen von Degeneration, indem Chromatin aus den Kernen austritt. Der Pfropf ist für die weitere Entwicklung ohne Bedeutung, eine vergängliche Masse, die bald zerfällt und aufgesaugt wird, wenn sich die Linsenfasern entwickeln (ARNOLD, MIHALKOVICS, GOTTSCHAU, KORANYI).

Somit stellt schließlich die Anlage der Linse bei allen Wirbeltieren ein Epithelsäckchen dar, das nach außen durch eine dünne Membran, welche sich später zur **Linsenkapsel** (Capsula lentis) verdickt, schärfer abgegrenzt wird. Über die Entwicklung der Linsenkapsel stehen sich zwei verschiedene Ansichten gegenüber. Nach der einen Ansicht, welche jetzt wohl allgemein angenommen ist, stellt sie eine Cuticularbildung vor, d. h. eine Bildung, die von den Linsenzellen an ihrer Basis abgeschieden worden ist; nach der anderen Ansicht ist sie das Produkt einer das Linsensäckchen einhüllenden, bindegewebigen Schicht, auf welche im folgenden noch näher eingegangen werden wird.

Fig. 573. **Durchschnitt durch die Augenanlage eines Mäuseembryos.** Nach KESSLER. *pi* Pigmentepithel des Auges (äußere Lamelle des sekundären Augenbechers); *r* Retina (innere Lamelle des sekundären Augenbechers); *rz* Randzone des Augenbechers, die die Pars ciliaris et iridis retinae bildet; *g* Glaskörper mit Gefäßen; *tv* Tunica vasculosa lentis; *bk* Blutkörperchen; *ch* Aderhaut des Auges (Chorioidea); *lf* Linsenfasern; *le* Linsenepithel; *l'* Zone der Linsenfaserkerne; *h* Hornhautanlage; *he* äußeres Hornhautepithel.

Im we[illegible]uf treten in der Ausbildung der vorderen und der hinte[illegible]es Linsensäckchens erhebliche Differenzen auf (Fig. 572[illegible] der vorderen Wand flacht sich das Epithel (*le*) mehr un[illegible]s den Zylinderzellen gehen kubische Elemente hervor. [illegible]ens in einfacher Schicht erhalten und beim Er-

wachsenen das sogenannte Linsenepithel bilden (*le*). An der hinteren Wand dagegen nehmen die Zellen an Länge sehr bedeutend zu und wachsen zu langen Fasern aus, die einen hügelartigen Vorsprung in die Höhle des Säckchens bedingen (Fig. 572, 573 *lf*). Die Fasern stehen senkrecht auf der hinteren Wand, sind in der Mitte derselben am längsten, werden nach dem Linsenäquator (Fig. 573 u. 574 *l'*) zu kürzer und schließlich zu gewöhnlichen Zylinderzellen, und diese gehen wieder, indem sie noch niedriger werden, in die kubischen Zellen des Linsenepithels über (*le*). Auf diese Weise schiebt sich zwischen den aus Fasern gebildeten Teil und das Linsenepithel eine am Äquator gelegene Übergangszone ein.

Die nächsten Veränderungen bestehen darin, daß die Fasern an Länge zunehmen, bis sie mit ihrem vorderen Ende das Epithel getroffen haben (Fig. 574). Somit ist jetzt das Säckchen zu einem soliden Gebilde geworden, welches als Linsenkern die Grundlage für die Linse des Erwachsenen abgibt.

Fig. 574. **Teil eines Durchschnittes durch die Augenanlage eines Mäuseembryos. Etwas älteres Stadium als das in Fig. 573 abgebildete.** Nach KESSLER. Man sieht einen Teil der Linse, den Rand des Augenbechers, die Hornhaut und Augenkammer. *pi* Pigmentepithel des Auges; *r* Retina; *rz* Randzone des Augenbechers; *g* Gefäße des Glaskörpers in der Gefäßkapsel der Linse; *tv* Tunica vasculosa lentis; *x* Zusammenhang der Aderhaut des Auges mit der Tunica vasculosa lentis; *l'* Übergang des Linsenepithels in die Linsenfasern; *le* Linsenepithel; *k* Augenkammer; *d* DESCEMETsche Membran; *h* Hornhaut; *he* Hornhautepithel.

Das weitere Linsenwachstum ist ein appositionelles. Um den zuerst entstandenen Kern lagern sich neue Linsenfasern herum, die zur Oberfläche des Organs parallel geordnet und zu Blättern verbunden sind. Diese liegen in Schichten übereinander und lassen sich an mazerierten Linsen wie die Schalen einer Zwiebel ablösen. Alle Fasern (Fig. 575 *lf'*, *lf'*) reichen von der vorderen bis zu der hinteren Fläche und treffen an ihnen mit ihren vorderen, resp. hinteren Enden in regelmäßigen Linien zusammen, welche beim Embryo und beim Neugeborenen zwei dreistrahlige Figuren, die sogenannten **Linsensterne** (Fig. 575 *vst* u. *hst*) darstellen. Diese zeigen die Eigentümlichkeit, daß ihre Strahlen an der vorderen und an der hinteren Linsenfläche alternierend sind, derart, daß die drei Strahlen des einen Sterns die Zwischenräume der drei Strahlen des anderen Sterns halbieren.

Beim Erwachsenen wird die Figur eine kompliziertere, indem an jedem der drei Hauptstrahlen noch seitliche Strahlen entstehen.

Wie sind die neu aufgelagerten Fasern entstanden? In letzter Instanz ist ihr Ursprung auf das an der vorderen Fläche des Organs gelegene Linsenepithel zurückzuführen. In diesem kann man auch in späteren Zeiten nicht selten Kernteilungsfiguren beobachten. Die aus der Teilung hervorgehenden Zellen dienen zum Ersatz der Zellen, welche zu Linsenfasern auswachsen und sich auf die schon gebildeten Schichten neu auflagern. Die Neubildung findet nur am Linsenäquator (Fig. 574) in der schon oben beschriebenen Übergangszone (*l'*) statt, in welcher beim Erwachsenen sowohl wie beim Neugeborenen die kubischen Epithelzellen allmählich in zylindrische und faserige Elemente übergehen, wovon man sich an jedem richtig geführten Durchschnitt überzeugen kann.

Fig. 575. **Schema zur Anordnung der Linsenfasern.** Man sieht die entgegengesetzte Lage des vorderen (*vst*) und des hinteren Linsensternes (*hst*); *lf* Verlauf der Linsenfasern an der vorderen Linsenfläche und Ende am vorderen Linsenstern; *lf'* Fortsetzung derselben Fasern zum hinteren Linsenstern an der hinteren Fläche.

Beim Erwachsenen bestehen bekanntlich keine besonderen Ernährungsvorrichtungen für die Linse, welche sich nach erlangter Größe nur wenig verändert und jedenfalls einen nur geringen Stoffwechsel besitzt. Anders liegt die Sache beim Embryo. Hier macht das lebhaftere Wachstum auch einen besonderen Ernährungsapparat notwendig. Derselbe ist bei den Säugetieren in der Gefäßhaut der Linse (Tunica vasculosa lentis) gegeben (Fig. 572, 573 u. 574 *tv*, Fig. 576 *Mc*). Darunter versteht man eine mit Blutgefäßnetzen reichlich versehene Bindegewebsmembran, welche, nach außen von der Linsenkapsel gelegen, sie allseitig einschließt. Beim Menschen ist sie im 2. Monat der Entwicklung bereits deutlich vorhanden. Ihre Gefäße stammen von der Arteria hyaloidea ab, die an der Papilla nervi optici sich von der Arteria centralis retinae abzweigt

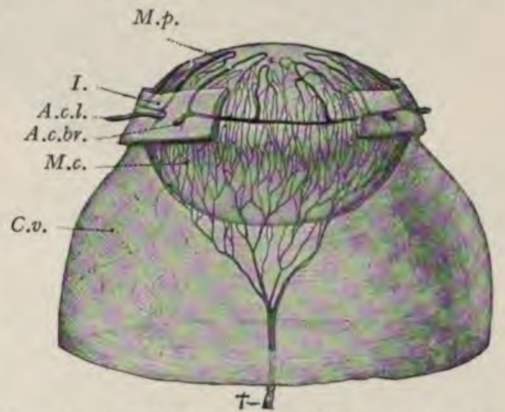


Fig. 576. **Tunica vasculosa lentis mit ihren Zuflüssen von einem 8 Monate alten menschlichen Fötus.** Nach KOLLMANN. Ein Teil des Glaskörpers (*C.v.*) und die Iris (*I.*), aus der ein großes Stück ausgeschnitten ist, sind in der Umgebung der Linse mit ihrer Gefäßhaut (*M.c.*) erhalten. Die Gefäße sind injiziert. † Arteria hyaloidea, die den Glaskörper durchsetzend, sich in der Nähe der hinteren Linsenfläche in acht divergierende Äste auflöst und sich vor der Linse in der Membrana pupillaris mit Randschlingen ausbreitet. *M.p.* Membrana pupillaris; *M.c.* Membrana capsularis; *I.* Iris; *C.v.* Glaskörper, Corpus vitreum; *A.c.l.* Arteria ciliaris longa; *A.c.br.* Arteria ciliaris brevis, die mit dem Circulus iridis major und den Gefäßen der Membrana pupillaris anastomosiert.

und in geradem Verlauf durch den Glaskörper zur Linse geht (Fig. 576 *T*). An der hinteren Wand derselben teilt sich die Arteria hyaloidea in stärkere Stämmchen, die sich in zahlreiche, feine Zweige auflösen, um den Linsenäquator herumbiegen (Fig. 576 *Mc*) und nach der Mitte der vorderen Fläche (*M.p*) verlaufen. Hier hören sie in der Mitte der Pupille mit Endschlingen auf (Fig. 576 *M.p* u. Fig. 577 *M.p*). Auch gehen sie Verbindungen mit Gefäßen der mittleren Augenhaut, den Ciliararterien, ein (Fig. 574 u. Fig. 576 *A.c.br.*).

Einzelne Teile der Ernährungshaut der Linse haben, weil sie zu verschiedenen Zeiten von verschiedenen Forschern entdeckt worden sind, besondere Namen erhalten, wie Membrana pupillaris (Fig. 576 u. Fig. 577 *M.p*) und Membrana capsularis (Fig. 576 *Mc*). Am frühesten ist die Membrana pupillaris beobachtet worden, der Teil der Gefäßhaut, welcher hinter dem Sehloch auf der vorderen Fläche der Linse gelegen ist. Sie bleibt zuweilen auch noch beim Neugeborenen als eine feine,

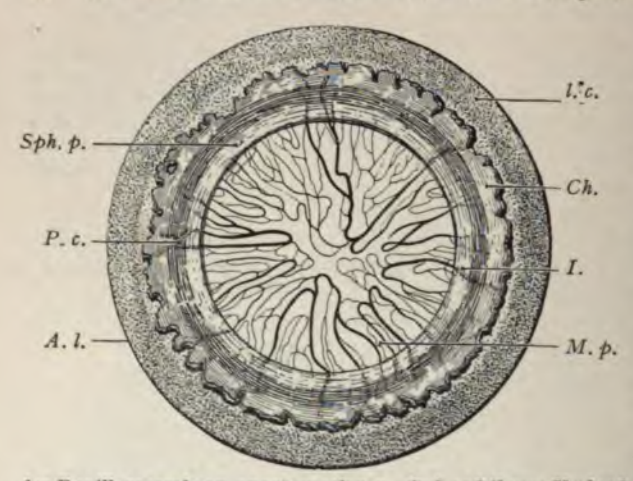


Fig. 577. **Linse mit einem Teil der Chorioidea und der Membrana pupillaris von einem 7 Monate alten menschlichen Fötus frei präpariert und von der vorderen Fläche gesehen.** Die Blutgefäße sind injiziert. Nach KOLLMANN. Die Iris (*Sph.p.*) und ein Teil der Chorioidea (*Ch.*) sind in ihrer natürlichen Lage belassen, um die Beziehungen der Iris zu der Membrana pupillaris zu zeigen. Einige Gefäße, die mit denen der Pupillarmembran anastomosieren, sind auf ihrem Verlauf durch die Iris zu sehen. *l.c.* Linse (Lens crystallina); *Ch.* Chorioidea; *I.* Iris; *P.c.* Ciliarfalte (Plica ciliaris); *Sph. p.* Sphincter pupillae; *A. l.* Äquator der Linse; *M. p.* Membrana pupillaris.

das Sehloch verschließende Haut bestehen und ruft so die Atresia pupillae congenita hervor. Später fand man dann, daß die Membrana pupillaris sich noch seitwärts vom Sehloch auch auf die vordere Fläche der Linse fortsetzt, und nannte diesen Teil Membrana capsulopupillaris. Zuletzt hat man auch die Ausbreitung der Blutgefäße an der hinteren Wand der Linse entdeckt: die Membrana capsularis. Es ist überflüssig, alle diese Namen beizubehalten, und am zweckmäßigsten, wenn man nur von einer Ernährungshaut der Linse oder eine Membrana vasculosa lentis spricht.

Ihre größte Ausbildung erreicht die Gefäßhaut im 7. Monat, von welcher Zeit an sie sich zurückzubilden beginnt. Gewöhnlich ist sie vor der Geburt vollständig verschwunden; nur in Ausnahmefällen bleiben einige Teile bestehen. Gegen Ende des embryonalen Lebens hat übrigens auch die Linse selbst ihr Hauptwachstum beendet. Denn nach Wägungen, die vom Anatomen HUSCHKE angestellt worden sind, hat sie beim Neugeborenen ein Gewicht von 123 mg, beim Erwachsenen von 190 mg, so daß die gesamte Zunahme, die das Organ während des Lebens erfährt, nur 67 mg beträgt.

Eine sehr eingehende, vortreffliche Untersuchung über die Entwicklung und den histologischen Aufbau der Linse bei den verschiedensten Wirbeltieren hat kürzlich C. Rabl geliefert und dabei zugleich nachgewiesen, wie dieses Organ für jede Wirbeltierart ganz bestimmte spezifische Eigentümlichkeiten aufweist.

Von hohem allgemeinem Interesse sind Beobachtungen über Regeneration der Linse geworden. Wie durch die ausgezeichneten Experimente von Colucci, Wolff, Erik Müller und Fischel festgestellt worden ist, regeneriert sich die Linse von jungen Tritonlarven von einem ganz anderen Mutterboden aus, als sie embryonal entsteht. Denn die neu sich bildende Linse stammt, was ich durch eigene Kenntnisnahme der Präparate als vollkommen sicher bestätigen kann, weder von einem etwa zurückgebliebenen Rest der alten Linse ab, welche meist in toto durch die Schnittöffnung nach außen entleert wird, noch stammt sie von dem Hornhautepithel ab, an welches man, gestützt auf die Abstammung der Linse bei der normalen Entwicklung, zunächst denken wird. Vielmehr führt die neue Anlage (Fig. 578) ihren Ursprung auf das Epithel des Irisrandes, d. h.: auf den Rand des sekundären Augenbechers zurück, der ja von der Wand des primären Vorderhirnbläschens abstammt. Wir haben es also hier mit einer sehr merkwürdigen Heteromorphose zu tun, wie man die Entwicklung eines Organs aus einem ihm fremden Mutterboden bezeichnet.

L
C

Fig. 578. **Meridionalschnitt durch ein Auge einer Tritonlarve. 13 Tage nach der Operation (Entfernung der Linse).** Nach Erik Müller. *L* Linsenblase; *C* Geheilte Cornealwunde.

Im einzelnen vollzieht sich dann die Heteromorphose (Fig. 578) in sehr ähnlicher Weise, wie die normale Entwicklung der Linse aus dem äußeren Keimblatt. Äußeres und inneres Blatt des Augenbechers, aus welchem die vorhandenen Pigmentkörnchen allmählich ganz schwinden, weichen an einer kleinen Stelle des oberen Randes auseinander; es bildet sich so aus ihnen ein kleines Linsensäckchen. An seiner hinteren Wand wachsen die Zellen zu langen Linsenfasern aus, während die vordere Wand das Linsenepithel liefert. Im Laufe der weiteren Differenzierung löst sich die Linsenanlage vom Irisrand ganz ab und wird regelrecht in die Mitte der Pupille aufgenommen.

2. Die Entwicklung des Glaskörpers.

Das Thema hat in den letzten Jahren zu vielen Untersuchungen und Debatten auf dem Anatomenkongreß Veranlassung gegeben. Früher wurde der Glaskörper allgemein, wie es auch in den älteren Auflagen dieses Lehrbuches geschehen ist, als ein Gallertgewebe aufgefaßt, welches

durch den Augenbecherspalt in den Binnenraum einwandert. Neuere Beobachtungen, die von vielen Forschern (TORNATOLA, RABL, FISCHEL, VAN PEE, ADDARIO, LENHOSSEK, KÖLLIKER, CIRINCIONE, SZILY) gemacht worden sind, lehren, daß die Entwicklung des Glaskörpers ein komplizierter Vorgang ist, und daß hierbei das innere Blatt des Augenbechers (vielleicht auch das Linsensäckchen) in hervorragender Weise beteiligt ist. Es wachsen nämlich von der Basis derjenigen Zellen, welche später zu den Stützelementen der Retina werden, protoplasmatische Fortsätze dem Linsengrübchen (resp. Linsensäckchen) entgegen und füllen den Zwischenraum zwischen beiden Zellblättern mit einem dichten Netzwerk aus, in welchem radiäre und meridionale Züge vorwiegen. KÖLLIKER und FRORIEP nennen es den primitiven Glaskörper, welcher ektodermaler oder retinaler Herkunft ist.

Während die Bildung des Netzwerks an dem Teil des inneren Becherblattes, welcher zur Retina wird, bald aufhört und durch die Anlage der Membrana limitans externa scharf abgegrenzt wird, dauert der Prozeß im Randbezirk des Bechers (der noch später genauer zu unterscheidenden Pars ciliaris und Iridis retinae oder der Pars coeca) längere Zeit fort und gewinnt hier eine viel größere Bedeutung. Denn die Protoplasmafortsätze von Zellen der Pars ciliaris retinae werden hier zum Teil zu den Fasern der Zonula Zinnii. Daher bezeichnet auch KÖLLIKER in bezug auf ihren Ursprung „die Zonula und den Glaskörper als gleichartige Bildungen, wenn auch die beiderlei Fasern in chemischer Beziehung Verschiedenheiten zeigen“.

Bei den Säugetieren stellt sich noch eine neue Komplikation ein. Bei ihnen entsenden nämlich auch die Zellen des Linsengrübchens und -säckchens basale Fortsätze und erzeugen, wie LENHOSSEK, VAN PEE, RABL, SZILY angeben, einen die Linse umspinnenden Faserfilz, der sich später gegen dieselbe scharf abgrenzt. In der Deutung des Befundes weichen aber LENHOSSEK und RABL vollkommen auseinander. LENHOSSEK läßt den Faserfilz bei der Entwicklung des Glaskörpers in hervorragender Weise beteiligt sein, RABL dagegen stellt jede Beteiligung entschieden in Abrede und setzt die Bildung mit der Tunica vasculosa lentis in Beziehung.

Als ein neues Element gesellt sich endlich zum primitiven Glaskörper noch der mesodermale Glaskörper hinzu, wie ihn KÖLLIKER bezeichnet. Er wurde früher als sein ausschließlicher Bestandteil betrachtet. Bei vielen Wirbeltieren, namentlich aber bei den Säugetieren, wächst ein Fortsatz des embryonalen Bindegewebes mit einer Blutgefäßschlinge von unten her in die primäre Augenblase und ihren Stiel hinein (Fig. 570 u. 571). Die Blutgefäßschlinge beginnt dann neue Seitenäste zu treiben; ebenso nimmt die anfänglich nur in geringer Menge vorhandene, bindegewebige Grundsubstanz bedeutend zu und zeichnet sich dabei durch ihre außerordentlich geringe Konsistenz und ihren großen Wasserreichtum aus (Fig. 572—574 *g*). In ihr finden sich auch hier und da einzelne sternförmige Bindegewebszellen; diese verschwinden aber später und lassen an ihre Stelle Wanderzellen (Leukocyten) treten, von denen man annimmt, daß sie eingewanderte, weiße Blutkörperchen sind.

Die Elemente mesodermaler und ektodermaler Herkunft scheinen sich von nun an, wie FRORIEP bemerkt, „aufs innigste miteinander zu verbinden, derart, daß eine neue Gewebseinheit, der definitive Glaskörper, aus ihrer Verbindung entsteht, dessen Charakter jedoch be-

greiflicherweise nicht durch die äußerst zarte und hinfällige ektodermale Grundlage, sondern durch den kräftigen, mesodermalen Einbau bestimmt wird".

Wie schon oben erwähnt, wird beim Embryo der Säugetiere der Glaskörper, der beim Erwachsenen ganz blutgefäßleer ist, vorübergehend mit Blutgefäßen reichlich versehen. Dieselben stammen von der Arteria hyaloidea, einem Zweig der Arteria centralis retinae ab (Fig. 576 *T*).

Sie beginnen sich in dem letzten Monat des Embryonallebens zugleich mit der Ernährungshaut der Linse zurückzubilden; sie schwinden vollständig bis auf ein Rudiment des Hauptstammes, welcher von der Eintrittsstelle des Sehnerven nach vorn zur hinteren Fläche der Linse verläuft und bei der Rückbildung sich in einen mit Flüssigkeit erfüllten Hohlkanal, den Canalis hyaloideus, umwandelt.

3. Die Entwicklung des sekundären Augenbechers und der Augenhäute.

Der Augenbecher bildet sich gleichzeitig mit der ihn umhüllenden Mesenchymschicht, welche die mittlere und die äußere Augenhaut liefert, weiter um, so daß eine gemeinsame Besprechung beider geboten erscheint. Ich gehe dabei von den in den Fig. 572, 573 und 579 dargestellten Stadien aus. Hier besitzt der Augenbecher noch eine weite Öffnung, mit welcher er die Linse (*le*) umfaßt. Diese wird vom Hornblatt entweder nur durch eine außerordentlich dünne Mesenchymschicht, wie bei dem Menschen und den Säugetieren (Fig. 572 u. 573), getrennt oder sie grenzt wie beim Huhn mit ihrer vorderen Fläche unmittelbar an das Hornblatt an (Fig. 579). Hier fehlt daher anfangs zwischen Linse und Hornblatt eine besondere Anlage für die Hornhaut; es fehlt auch die Augenkammer und die Iris.

h
he
le
bi
ab
ib

Fig. 579. **Durchschnitt durch den vorderen Abschnitt der Augenanlage eines Hühnerembryos am 5. Tage der Bebrütung.** Nach KESSLER. *he* Hornhautepithel; *le* Linsenepithel; *h* strukturlose Schicht der Hornhautanlage; *bi* embryonale Bindesubstanz, welche den Augenbecher einhüllt und zwischen Linsenepithel (*le*) und Hornhautepithel (*he*) eindringend, die Anlage der Hornhaut liefert; *ab* äußeres; *ib* inneres Blatt des sekundären Augenbechers.

Die Anlage der Hornhaut stammt vom Mensenchym der Umgebung ab, welches als ein sehr zellenreiches Gewebe den Augapfel einhüllt. Beim Hühnerembryo (Fig. 579) wächst es schon am 4. Tage in dünner Schicht (*bi*) zwischen Hornblatt und vordere Linsenfläche hinein. Zuerst erscheint eine strukturlose Schicht, dann wandern vom Rande her zahlreiche Mesenchymzellen in sie hinein und werden zu den Hornhautkörperchen. Diese scheiden die Hornhautfasern aus in derselben Weise wie die embryonalen Bindegewebszellen die Bindegewebsfasern, während die strukturlose Schicht

teils die Kittsubstanz zwischen ihnen liefert, teils sich an der vorderen und hinteren Wand in dünner Lage frei von Zellen erhält und unter chemischer Metamorphose zur Membrana elastica anterior und zur DESCEMETschen Membran wird.

Das innere Endothel der Hornhaut kommt beim Huhn außerordentlich früh zur Entwicklung. Denn sowie die oben erwähnte, strukturlose Schicht (Fig. 579 *h*) eine gewisse Dicke erreicht hat, breiten sich an ihrer inneren Fläche vom Rand her Mesenchymzellen aus und ordnen sich zu einem einschichtigen, dünnen Zellhäutchen an. Hiermit ist auch die Einleitung zur Bildung der vorderen Augenkammer gegeben. Denn es hebt sich jetzt die dünne Hornhautanlage, welche zuerst noch der vorderen Linsenfläche unmittelbar auflag, von dieser etwas ab und wird durch einen mit Flüssigkeit (Humor aqueus) gefüllten Spaltraum getrennt, der am frühzeitigsten am Rande des sekundären Augenbechers bemerkbar wird und von hier sich nach dem vorderen Pol der Linse ausbreitet. Eine bedeutendere Größe und ihre definitive Form gewinnt die Augenkammer aber erst durch die Entwicklung der Iris.

Über die Entstehung der strukturlosen Schicht, die beim Huhn als erste Anlage der Hornhaut beschrieben wird, herrschen zwei entgegengesetzte Ansichten. Nach KESSLER ist sie ein Abscheidungsprodukt des Hornblattes, während die Hornhautkörperchen vom Mesenchym einwandern. Nach ihm ist daher die Cornea aus zwei ganz verschiedenen Anlagen zusammengesetzt. Dagegen entwickelt sie sich nach KÖLLIKER, wie er wohl mit Recht angibt, in allen in ihren Teilen aus dem Mesenchym, und eilt nur die homogene Grundsubstanz in ihrem Wachstum und ihrer Ausbreitung den Zellen voraus.

Bei den Säugetieren (Fig. 573) und bei dem Menschen (Fig. 572) liegen die Verhältnisse ein wenig anders als beim Huhn; denn sowie sich bei ihnen das Linsensäckchen ganz abgeschnürt hat, wird es schon von einer dünnen Mesenchymschicht (*h*) mit spärlichen Zellen umhüllt und vom Hornblatt getrennt. Die dünne Schicht verdickt sich rasch, indem Zellen aus der Umgebung in sie einwandern. Dann sondert sie sich (Fig. 574) in zwei Lagen, in die Pupillarhaut (*tv*) und in die Anlage der Hornhaut (*h*). Die erste ist eine dünne, der vorderen Linsenfläche aufliegende, mit Blutgefäßen reichlich versehene Membran, deren Gefäßnetz nach hinten mit den Glaskörpergefäßen zusammenhängt, und mit ihnen zusammen die Tunica vasculosa lentis herstellt, andererseits am Rande des Augenbechers mit dem Gefäßnetz desselben anastomosiert. Von der Pupillarhaut grenzt sich die Anlage der Hornhaut erst von der Zeit an schärfer ab, wo sich zwischen beiden die Augenkammer nach der Art, wie lymphatische Räume im Bindegewebe entstehen (*k*), als ein schmaler Spaltraum ausbildet und mit dem Auftreten der Iris allmählich an Ausdehnung gewinnt.

Während dieser Vorgänge hat auch der Augenbecher selbst seine Beschaffenheit verändert. Seine äußere und seine innere Lamelle werden immer verschiedenartiger voneinander. Die äußere (Fig. 572 u. 574 *pi*) bleibt dünn und stellt eine einfache Lage kubischer Epithelzellen dar. In diesen lagern sich schwarze Pigmentkörnchen in immer reicherem Maße ab, bis schließlich die ganze Lamelle auf dem Durchschnitt als ein schwarzer Streifen erscheint. Die innere Schicht (*r*) dagegen bleibt mit Ausnahme eines Teils der Randzone ganz frei von Pigment; sie verdickt sich bedeutend, indem die Zellen, wie in der Wand der Hirn-

blasen mehrfach übereinander liegen, sich strecken und spindelige Form annehmen.

Ferner treten Bechergrund und Becherrand in einen Gegensatz zueinander und eilen verschiedenen Bestimmungen entgegen, indem der eine sich zur Netzhaut umwandelt, der andere in hervorragendem Maße an der Bildung des Ciliarkörpers und der Iris beteiligt ist.

Fig. 580.

Der Becherrand (Fig. 574 *rz*, Fig. 580 × u. Fig. 581) verdünnt sich stark, indem sich an seinem inneren Blatt die Zellen in einfacher Schicht anordnen, eine Zeitlang noch zylindrisch sind, dann eine kubische Form annehmen. Mit seiner Verdünnung geht aber gleichzeitig eine Ausdehnung in der Fläche Hand in Hand. Infolgedessen wächst jetzt der Rand des Bechers in die Augenkammer zwischen Hornhaut und vordere Linsenfläche hinein, bis er nahezu die Mitte derselben erreicht hat. Er umgrenzt dann schließlich nur noch eine enge Öffnung, die in die Höhle des Augenbechers hineinführt, das Sehloch oder die Pupille. Von dem Randbezirk des Bechers leitet sich, wie KESSLER zuerst gezeigt hat, die Pigmentschicht der Iris her (Fig. 580 *1* u. *2*). Wie in der äußeren

Fig. 581.

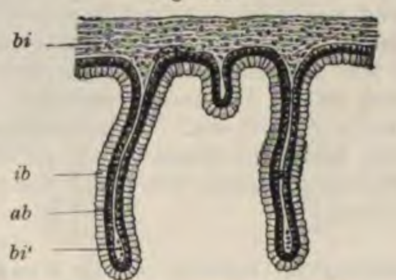


Fig. 580. **Durchschnitt durch den Randteil des Augenbechers von einem Embryo der Singdrossel (Turdus musicus).** Nach KESSLER. *r* Retina; *pi* Pigmentepithel der Retina (äußere Lamelle des Augenbechers); *bi* bindegewebige Umhüllung des Augenbechers (Chorioidea und Sklera). × Ora serrata (Grenze zwischen Randzone und Grund des Augenbechers); *ck* Ciliarkörper; *1. 2. 3.* Iris; *1.* und *2.* äußere und innere Lamelle der Pars iridis retinae; *3.* Bindegewebsplatte der Iris; *lp* Ligamentum pectinatum iridis; *sch* SCHLEMMscher Kanal; *D* DESCEMETsche Membran; *h* Hornhaut; *he* Hornhautepithel.

Fig. 581. **Querschnitt durch den Ciliarteil des Auges von einem Katzenembryo von 10 cm Länge.** Nach KESSLER. Man sieht drei durch Einfaltung des Augenbechers entstandene Ciliarfortsätze (Processus ciliares); *bi* bindegewebiger Teil des Ciliarkörpers; *ib* inneres Blatt; *ab* äußeres pigmentiertes Blatt des Augenbechers; *bi'* Bindegewebsblatt, das in die Epithelfalte eingedrungen ist.

Epithellamelle, lagern sich jetzt auch Pigmentkörnchen in der inneren Lamelle ab, so daß schließlich beide nicht mehr als getrennte Lagen zu unterscheiden sind.

Mit der Flächenausbreitung der beiden Epithellamellen hält die ihnen von außen anliegende Mesenchymschicht gleichen Schritt. Sie

verdickt sich und liefert das mit Gefäßen reich versehene Stroma der Iris (Fig. 580 3). Dieses geht bei Säugetieren (Fig. 574 *x*) eine Zeitlang in die Tunica vasculosa lentis (*tv*) über; infolgedessen ist das Sehloch bei den Embryonen durch eine feine, blutgefäßführende Bindegewebshaut verschlossen, wie schon früher erwähnt wurde.

Eine interessante Veränderung erfährt der an die Pigmentschicht der Iris angrenzende und den Äquator der Linse umgebende Teil des Augenbechers, der ebenfalls noch mit zur verdünnten Randzone hinzugehört (Fig. 580 *ck*). Er bildet sich gemeinsam mit der angrenzenden Bindegewebsschicht zu dem Ciliarkörper des Auges um. Der Prozeß beginnt beim Huhn am 9. oder 10. Tage der Bebrütung (KESSLER), beim Menschen am Ende des 2. oder Anfang des 3. Monats (KÖLLIKER). Die verdünnte epitheliale Doppellamelle des Bechers legt sich infolge eines besonders intensiven Flächenwachstums in zahlreiche kurze Falten, die, parallel zueinander gestellt, in radiärer Richtung den Linsenäquator umgeben. Am Wucherungsprozeß bleibt die angrenzende Mesenchymschicht, wie an der Iris, so auch hier nicht unbeteiligt und dringt mit feinen Fortsätzen zwischen die Faltenblätter hinein. Über ihre ursprüngliche Form bei Säugetieren gibt ein Querschnitt durch den eingefalteten Teil des Augenbechers von einem 10 cm langen Katzenembryo (Fig. 581), sowie von einem 19 cm langen menschlichen Embryo (Fig. 582) Aufschluß. Er zeigt, daß die einzelnen Falten sehr schmal sind und in ihrem Innern nur eine geringfügige Menge embryonalen Bindegewebes (Fig. 581 *bi'*) mit feinen Kapillaren einschließen, daß ferner von den beiden Epithellagen im Unterschied zum Pigmentepithel der Iris nur die äußere (*ab*) pigmentiert ist, während sich die innere (*ib*) auch später unpigmentiert erhält und aus kurzen, zylindrischen Zellen zusammensetzt.

Später nehmen die Ciliarfortsätze durch Vermehrung des an Blutgefäßen sehr reichen Bindegewebsgerüstes an Dicke bedeutend zu und gehen eine festere Verbindung mit der Linsenkapsel durch Ausbildung der Zonula Zinnii ein. Zonulafasern entwickeln sich nach den Angaben von KÖLLIKER genau so wie die Fasern des ciliaren Glaskörpers als Protoplasmafortsätze von Zellen der pars ciliaris retinae (vgl. hierzu auch S. 590).

LIEBERKÜHN bemerkt von der Zonula, daß sie bei Augen, welche die Hälfte ihrer definitiven Größe erreicht haben, deutlich wahrnehmbar sei. Nehme man an einem Auge den Glaskörper nebst Linse heraus und entferne darauf die Linse, indem man ihre Kapsel an der Vorderseite eröffne, so erscheine der Rand der Kapsel rings umgeben von Gefäßen, welche von der hinteren auf die vordere Fläche übertreten. An den Stellen, wo die Processus ciliares vollständig entfernt sind sehe man Büschel von feinen Fasern, welche den Tälern zwischen de Ciliarfortsätzen entsprechen und diese ausfüllen, aber auch zwisch diesen Büscheln bemerke man in dünner Lage ebensolche feingestrei Massen, welche auf den Höhen der Ciliarfortsätze gelegen haben müs Ferner gibt LIEBERKÜHN an, daß im Innern dieses gestreiften Gew zahlreiche Zellenkörper liegen von dem Aussehen, wie sie sons embryonalen Glaskörper späterer Zeit vorkommen.

ANGELUCCI läßt die Zonula aus dem vorderen Teil des Glask ntstehen; er findet denselben zur Zeit, wo Iris und Ciliarfortsät von feinen Fasern durchzogen, welche von der Ora Linse verlaufen. Zwischen den Fasern be

er spärliche Wanderzellen, welche jedoch an ihrer Bildung keinen Anteil haben sollen.

Interessante Aufschlüsse haben Untersuchungen der letzten Jahre (Nussbaum, Heerfordt, Szilj, Herzog) über den Ursprung des glatten Muskelgewebes in der Iris und dem Ciliarkörper geliefert. Während der Ciliarmuskel aus Mesenchymzellen hervorgeht, stammen der M. sphincter iridis und der M. dilatator pupillae von dem äußeren Epithelblatt des sekundären Augenbechers ab. Der Sphinkter entwickelt sich bei menschlichen Embryonen etwa am Anfang des 4. Monats (Szilj)

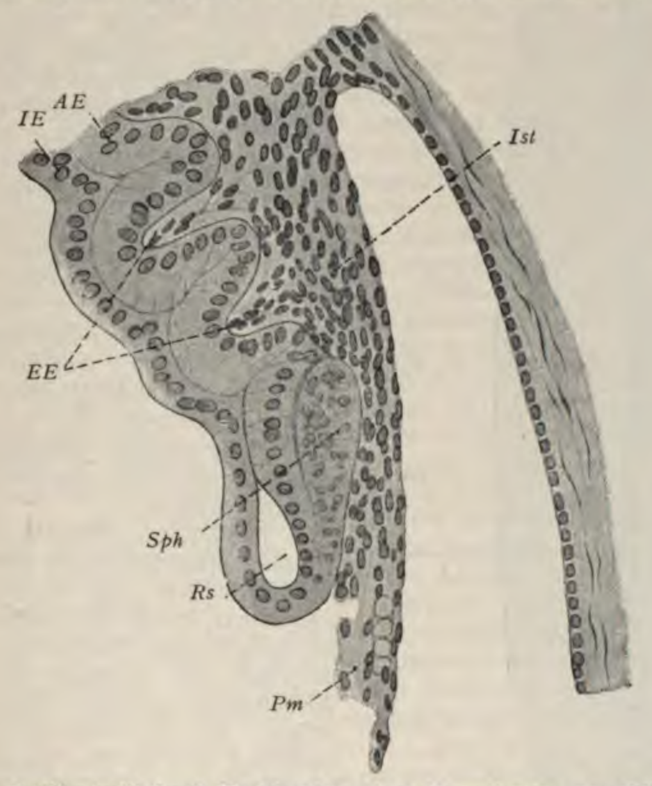


Fig. 582. **Radiärschnitt durch die Irisanlage eines 19 cm langen menschlichen Embryos.** Nach Szilj. *IE* innere Epithellage; *AE* äußere Epithellage; *Rs* Ringsinus; *Sph* Sphinkter; *EE* Ciliarfalten; *Istr* Irisstroma; *Pm* Pupillarmembran.

an der Stelle, wo das äußere in das innere Blatt des Augenbechers umbiegt (Fig. 582). Es bildet sich hier durch Wucherung der Epithelzellen ein kolbenartiger Fortsatz, der sich im 5. Monat durch Einwachsen eines trennenden, dünnen Bindegewebshäutschen schärfer vom Epithelblatt abgrenzt, aber mit ihm am Irisrand noch längere Zeit, auch beim Neugeborenen, verbunden bleibt. Während die Zellen sich immer deutlicher zu glatten Muskelspindeln umwandeln, werden sie durch ein wachsendes Bindegewebe in mehrere Bündel zerlegt (Fig. 583).

Später als der Sphinkter entwickelt sich der Musculus dilatator pupillae, beim Menschen im 7. Monat des embryonalen Lebens (Herrfordt, Szilj) als eine dünne, flach ausgebreitete Schicht, direkt aus der vorderen Epithellage der Iris (Fig. 583).

Der innere Teil des Bechers (Fig. [illegible]—[illegible], [illegible]) liefert den wichtigsten Teil des Auges, die Netzhaut. Seine innere Lamelle (r) verdickt sich hier in sehr hohem Grade und gewinnt, indem ihre Zellen zu langen Spindeln werden und sich in mehreren Lagen ineinander schieben, ein ähnliches Aussehen, wie die embryonale Hirnwand. Gegen den angrenzenden, verdünnten Teil des Augenbechers, welcher die Ciliarfalten bildet, setzt sie sich später mit einer gezackten Linie, der Ora serrata, ab (in Fig. [illegible] an der mit einem Kreuz bezeichneten Stelle). Frühzeitig gewinnt sie auch an ihren beiden Flächen eine schärfere Begrenzung durch Ausscheidung zweier feiner Häutchen; gegen die Anlage des Glaskörpers zu grenzt sie sich durch die Membrana limitans interna, gegen die äußere Lamelle, die zum Pigmentepithel wird, durch die Membrana limitans externa ab.

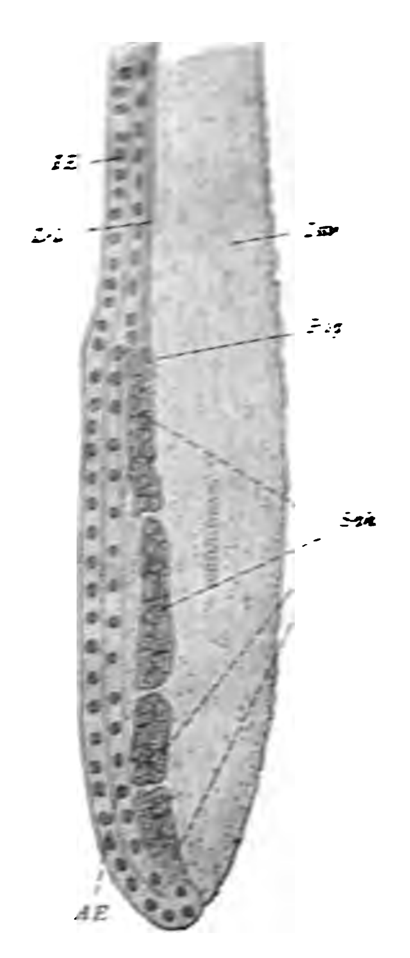


Fig. [illegible]. **Radiärschnitt durch den Sphinkterteil der Irisanlage eines neugeborenen Menschen.** Nach Szili. *IE* innere Epithellage; *AE* äußere Epithellage; *Sph* Sphinkter; *Dil* Dilatator; *Pig* Pigmentsporn; *Istr* Irisstroma.

Im Fortgang der Entwicklung differenzieren sich ihre gleichartigen Zellen in sehr verschiedener Weise, wodurch die bekannten, von Max Schultze unterschiedenen Schichten zustande kommen. Auf die Einzelheiten dieses histologischen Differenzierungsprozesses sei hier nicht näher eingegangen, dagegen noch einiger Punkte von allgemeiner Bedeutung gedacht.

Wie Wilhelm Müller in seiner Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbeltiere klar auseinandergesetzt hat, erfolgt die Entwicklung der ursprünglich gleichartigen Epithelzellen der Netzhaut bei allen Wirbeltieren nach zwei Hauptrichtungen: ein Teil wird zu Sinnesepithelien und zu den spezifischen Gebilden des zentralen Nervensystems, zu Ganglienzellen und Nervenfasern, ein anderer Teil wandelt sich zu stützenden und isolierenden Elementen um, zu den Müllerschen Radiärfasern, die man als epitheliales Stützgewebe (Fulcrum) zusammenfassen kann. Zu den Abkömmlingen des Epithels gesellen sich endlich noch bindegewebige Elemente hinzu, die in gleicher Weise, wie am zentralen Nervensystem, aus dem Bindegewebe der Umgebung in die epitheliale Lage zum Zweck ihrer besseren Ernährung hineinwachsen. Es sind Äste der Arteria centralis retinae mit ren außerordentlich dünnen, bindegewebigen Gefäßscheiden. Eine nahme machen nur die Petromyzonten, deren Retina frei von

Gefäßen bleibt. Bei allen übrigen Wirbeltieren breiten sich die Gefäße nur in den inneren Schichten der Netzhaut aus, lassen dagegen die Schichten der äußeren Körner und der Stäbchen und Zapfen frei; die zuletzt aufgeführten Schichten hat man auch als Sinnesepithel den übrigen mit Ganglienzellen und Nervenfasern versehenen Abschnitten, dem Gehirnteil der Netzhaut, entgegengestellt.

Unter allen Teilen der Netzhaut entwickelt sich am spätesten die so bemerkenswerte Stäbchen- und Zapfenschicht. Nach den Untersuchungen von Kölliker, Babuchin, Max Schultze und W. Müller entsteht sie als ein Bildungsprodukt der äußeren Körnerschicht, welche man, wie gesagt, als das eigentliche, aus feinen, spindeligen Elementen zusammengesetzte Sinnesepithel des Auges auffaßt. Beim Hühnerembryo macht sich die Entwicklung der Stäbchen und Zapfen am 10. Tage der Bebrütung bemerkbar. Wie Max Schultze von blindgeborenen Jungen von Katze und Kaninchen angibt, ist ihre Anlage in den ersten Tagen nach der Geburt nachzuweisen: bei anderen Säugetieren und beim Menschen erfolgt sie dagegen vor der Geburt.

Solange Stäbchen und Zapfen noch nicht vorhanden sind, ist bei allen Wirbeltieren das innere Blatt des Augenbechers gegen das äußere durch eine vollkommen glatte Kontur abgegrenzt, die von der Membrana limitans externa herrührt. Dann erscheinen auf dieser zahlreiche, kleine, glänzende Höcker, die von den peripheren Enden der äußeren Körner oder der Sehzellen ausgeschieden worden sind. Die Höcker, welche aus einer protoplasmatischen Substanz bestehen und sich in Karmin rot färben, strecken sich mehr in die Länge und erhalten die Form des Innengliedes. Zuletzt setzen sie an ihrer Oberfläche noch das Außenglied an, welches Max Schultze und W. Müller wegen seiner lamellösen Struktur einer Cuticularbildung vergleichen.

Indem die Stäbchen und Zapfen der Sehzellen in dieser Weise über die Membrana limitans externa hervorwachsen, dringen sie in die dicht anliegende, äußere Lamelle des Augenbechers hinein, welche zum Pigmentepithel der Retina (Fig. 580 *pi*) wird; sie kommen mit ihren Außengliedern in kleine Nischen der großen, hexagonalen Pigmentzellen zu liegen, so daß die einzelnen Elemente ringsum durch pigmentierte Scheidewände voneinander isoliert werden.

Noch einige Worte über die bindegewebige Umhüllung, die dem Grunde des Augenbechers zugeteilt ist. Dieselbe gewinnt hier ebenso wie am Ciliarkörper und an der Iris ein besonderes, für diesen Abschnitt charakteristisches Gepräge. Sie sondert sich in Gefäß- und Faserhaut, die beim Menschen in der 6. Woche (Kölliker) unterscheidbar werden. Die Chorioidea zeichnet sich früh durch ihren Gefäßreichtum aus und entwickelt nach dem Augenbecher zu eine besondere, mit engen Maschen kapillarer Gefäße ausgestattete Schicht, die Choriocapillaris, die zur Ernährung der Pigment-, Stäbchen- und Zapfenschicht des Auges dient, da diese eigene Blutgefäße entbehren. Eine weitere Verschiedenheit im Vergleich zum Ciliarkörper besteht noch darin, daß am Grunde des Augenbechers die Aderhaut von den angrenzenden Häuten des Auges leicht trennbar ist, während am Ciliarkörper zwischen allen ein fester Zusammenhang stattfindet.

Wenn wir jetzt noch auf die zuletzt besprochenen Entwicklungsprozesse einen Rückblick werfen, so wird uns aus der kurzen Skizze das eine klar hervortreten, daß für die Entstehung der einzelnen Augenabschnitte die Formveränderungen des sekundären Augenbechers von

hervorragender Bedeutung sind. Durch verschiedenartige Wachstumsprozesse, die im vierten Kapitel eine allgemeine Besprechung gefunden haben, sondern sich an ihm drei verschiedene Abschnitte. Durch Wachstum in die Dicke und verschiedenartige Differenzierung der mehrfachen Zellenlagen wird die Netzhaut, dagegen durch Ausdehnung in die Fläche ein vorderer, verdünnter Teil gebildet, welcher das Sehloch umgrenzt und durch Faltenbildung in der Umgebung der Linse eine neue Sonderung in zwei Abschnitte eingeht. Aus dem eingefalteten, an der Ora serrata von der Netzhaut sich abgrenzenden Abschnitt entwickelt sich der innere Epithelüberzug des Ciliarkörpers, aus dem glatt bleibenden, verdünnten, das Sehloch umgebenden Abschnitt das Pigmentepithel (Uvea) der Iris. An dem sekundären Augenbecher hat man mithin jetzt drei Bezirke als Retina-, Ciliar- und Iristeil zu unterscheiden. Jedem Bezirk paßt sich das angrenzende Bindegewebe und namentlich der Teil, der zur mittleren Augenhaut wird, in eigenartiger Weise an und liefert 1. die Bindegewebsplatte der Iris mit ihrer glatten Muskulatur, 2. das Bindegewebsgerüst des Ciliarkörpers mit dem Ciliarmuskel, 3. die blutgefäßreiche Chorioidea mit der Choriocapillaris und Lamina fusca.

Am Augenbecher war bei seiner Entwicklung eine Spalte an seiner unteren Wand entstanden (Fig. 570 *aus*). Sie bezeichnete die Stelle, an welcher die Anlage des Glaskörpers in das Innere hineingewachsen war. Was ist das schließliche Schicksal dieser Spalte, welche in der Literatur meist als Chorioidealspalte aufgeführt wird?

Die Spalte ist eine Zeitlang leicht kenntlich, wenn sich in der äußeren Lamelle des Augenbechers Pigment abgelagert hat. Dann nämlich erscheint sie an der unteren, inneren Seite des Augapfels als ein heller, unpigmentierter Streifen, welcher von der Eintrittsstelle des Sehnerven nach vorn bis zum Pupillarrande reicht.

Aus dieser Erscheinung erklärt sich auch der Name Chorioidealspalte. Er stammt noch aus einer Zeit, wo man die Entstehung des Augenbechers nicht genau kannte, und wo man das Pigmentepithel noch zur Chorioidea hinzurechnete. In dem Mangel des Pigments längs eines hellen Streifens an der unteren Seite des Augapfels erblickte man daher einen Defekt der Chorioidea, eine Chorioidealspalte. Der Name „Augenbecherspalte“ oder Augenspalte verdient daher den Vorzug.

Später geht der helle Streifen verloren. Die Augenspalte schließt sich, indem ihre Ränder verwachsen und in der Naht sich Pigment ablagert. Beim Hühnchen geschieht dies am 9. Tage, beim Menschen in der 6.—7. Woche.

Noch in einer anderen Beziehung ist die Augenspalte bemerkenswert.

Bei vielen Wirbeltieren (Fischen, Reptilien, Vögeln) wächst durch den Spalt, ehe er sich schließt, ein mit Blutgefäßen reich versehener Fortsatz der Aderhaut in den Glaskörper hinein und bildet hier eine vom Sehnerv zur Linse verlaufende, lamellenartige Hervorragung. Bei den Vögeln hat er den Namen Kamm (Pekten) erhalten, da er sich in zahlreiche, parallel gestellte Leisten einfaltet. Er besteht fast nur aus Gefäßen, welche von einer geringen Menge eines schwarz pigmentierten Bindegewebes zusammengehalten werden.

Bei den Säugetieren fehlt eine derartige Einwucherung in deg körper. Der Verschluß der Chorioidealspalte geschieht frühzeitin vollständig.

Zuweilen wird beim Menschen der normale Entwicklungsprozeß gehemmt, so daß die Ränder der Augenspalte offen bleiben. Dies hat dann meist auch eine mangelhafte Ausbildung der Gefäßhaut des Auges an der entsprechenden Stelle zur Folge, ein Zeichen, wie sehr die Entwicklung der bindegewebigen Umhüllung — was schon früher betont wurde — von den Bildungsprozessen der beiden Epithelblätter abhängig ist. Es fehlt daher längs eines vom Sehnerven beginnenden Streifens sowohl das Retina-, als auch das Chorioidealpigment, so daß nach innen die weiße Faserhaut des Auges durchschimmert und bei der Untersuchung mit dem Augenspielgel wahrgenommen werden kann. Wenn der Defekt sich ganz bis nach vorn zum Rande der Pupille erstreckt, kommt es zu einer Spaltbildung in der Iris, welche bei äußerlicher Besichtigung des Auges leicht auffällt. Die beiden Hemmungsbildungen werden als Chorioideal- und Irisspalte (Coloboma chorioideae und Coloboma iridis) voneinander unterschieden.

4. Die Entwicklung des Sehnerven.

Dadurch, daß die primäre Augenblase durch die Anlage des Glaskörpers von unten her eingestülpt worden ist, steht der Augenblasenstiel (Fig. 570), der die Verbindung mit dem Zwischenhirn vermittelt, mit beiden Blättern des Bechers in direktem Zusammenhang. In das äußere Blatt oder das Pigmentepithel der Retina geht seine dorsale Wand über, in das innere Blatt, welches zur Netzhaut wird, verlängert sich seine ventrale Wand. So hat die Entwicklung einer unteren Augenspalte, abgesehen von der Anlage des Glaskörpers, auch noch eine Bedeutung dafür, daß Retina und Sehnerv in direkter Verbindung bleiben. Denn wenn wir uns die Augenblase allein an ihrer vorderen Fläche durch die Linse eingestülpt denken, so würde die Wandung des Sehnerven sich nur in das äußere, nicht eingestülpte Blatt fortsetzen, dagegen mit der Retina selbst oder dem eingestülpten Teil ohne direkten Zusammenhang sein.

Ursprünglich stellt der Sehnerv eine Röhre mit enger Höhlung dar, welche den Hohlraum der Augenblase mit dem 3. Ventrikel verbindet (Fig. 568). Allmählich geht er in einen soliden Strang über. Bei den meisten Wirbeltieren geschieht dies einfach in der Weise, daß die Wandungen des Stiels durch Wucherung der Zellen sich verdicken, bis der Hohlraum zum Schwund gebracht ist. Bei den Säugetieren wird in dieser Art nur der größere, an das Gehirn grenzende Abschnitt umgeändert, der kleinere, an die Augenblase sich ansetzende Teil dagegen wird eingestülpt, indem sich die Augenspalte noch eine Strecke weit nach rückwärts verlängert und die ventrale gegen die dorsale Wand eindrückt. Hier nimmt demnach der Sehnerv die Form einer Rinne an, in welche sich ein bindegewebiger Strang einbettet mit einem Blutgefäß, das zur Arteria centralis retinae wird. Das Gefäß wird später durch Verwachsung der Rinnenränder ganz in das Innere aufgenommen.

Eine Zeitlang besteht der Sehnerv einzig und allein aus spindeligen, geschichteten, radiär gestellten Zellen und gleicht in seinem feineren Aufbau der Wandung des Gehirns und der Augenblase. Über seine weiteren Umwandlungen und vor allen Dingen über die Entstehung der Nervenfasern in ihm machen sich ähnliche verschiedene Ansichten wie über die Entstehung der peripheren Nervenfasern geltend.

Nach der älteren Ansicht, die auch von LIEBERKÜHN geteilt wird, entwickeln sich die Sehnervenfasern in loco durch Auswachsen und Verbindung der spindeligen Zellen. Ihr werden auch alle diejenigen zustimmen, welche überhaupt die peripheren Nervenfasern aus Ketten von Neuroblasten herleiten. (Vgl. hierüber S. 572—575.) Nach HIS, KÖLLIKER und W. MÜLLER dagegen wird von der Wand des Augenblasenstiels nur ein Stützgewebe geliefert, während die Nervenfasern von außen hineinwachsen, sei es vom Gehirn nach der Netzhaut oder in umgekehrter Richtung (MÜLLER, KEIBEL, FRORIEP) oder nach beiden Richtungen zugleich (RAMON Y CAJAL). Der Stiel der Augenblase würde nach dieser Ansicht für die Nervenfasern gewissermaßen nur ein Leitgebilde darstellen, würde ihnen nur den Weg für ihr Wachstum vorzeichnen. Wenn das Einwachsen erfolgt ist, sind die Stützzellen, wie KÖLLIKER beschreibt, im Innern in radiärer Richtung angeordnet und so untereinander verbunden, daß sie ein zartes Fachwerk mit längs verlaufenden Lücken bilden. In diesen stecken die kleinen Bündel feinster, kernloser Nervenfasern und zahlreiche, in Längsreihen angeordnete Zellen, die ebenfalls noch zum epithelialen Stützgewebe gehören und das Gerüstwerk vervollständigen helfen. Bei menschlichen Embryonen werden die ersten Nervenfasern im Sehstiel in der 5. Woche nachweisbar (HIS).

Nach außen wird der embryonale Sehnerv von einer Bindegewebshülle umgeben, die sich wie am Gehirn und sekundären Augenbecher in eine innere, weiche, blutgefäßreiche und in eine äußere, derbfaserige Schicht sondert. Erstere oder die Pialscheide verbindet die weiche Hirnhaut und die Aderhaut des Auges, letztere oder die Duralscheide dagegen ist eine Fortsetzung der Dura mater und geht am Augapfel in die Sklera über. Später gewinnt der Sehnerv eine noch kompliziertere Struktur dadurch, daß die Pialscheide mit gefäßhaltigen Fortsätzen in das Innere hineinwächst und die Nervenbündel und die ihnen zugeteilten, epithelialen Stützzellen mit bindegewebigen Umhüllungen versorgt.

Wie hervorgehoben wurde, war die Richtung, in welcher die Sehnervenfasern in den Augenblasenstiel hineinwachsen sollen, lange Zeit strittig. HIS, welchem sich KÖLLIKER und FALCHI anschlossen, ließ die Nervenfasern aus Ganglienzellen des Gehirns (Thalamus, Vierhügel) hervorwachsen und sich erst sekundär in der Netzhaut ausbreiten: er stützte sich einerseits auf die Übereinstimmung, die hierin mit der Entwicklung der übrigen peripheren Nerven besteht, andererseits auf den Umstand, daß die Nervenfasern zuerst in der Nähe des Gehirns erkennbar werden. — W. MÜLLER dagegen ließ das Hervorwachsen in entgegengesetzter Richtung geschehen, er ließ die Sehnervenfasern als Ausläufer der in der Netzhaut gelegenen Ganglienzellen entstehen und mit dem zentralen Endapparat erst sekundär in Verbindung treten. In seiner Meinung wurde er durch Befunde bei Petromyzon bestärkt, welches er als eines der wertvollsten Objekte bezeichnet, um die Streitfrage über die Entstehung des Sehnerven zu lösen. Neuerdings hat sich auch HIS der Ansicht von W. MÜLLER angeschlossen; desgleichen sprechen sich für dieselbe KEIBEL und FRORIEP aus, nach deren Untersuchungen sich die Sehnervenfasern von der Retina aus zu differenzieren beginnen. — RAMON Y CAJAL endlich glaubt bei Hühnerembryonen beobachten zu können, daß Nervenfasern sich sowohl vom Gehirn zur Retina als in umgekehrter Richtung differenzieren.

5. Die Entwicklung der Hilfsapparate des Auges.

Mit dem Augapfel treten Hilfsapparate in Verbindung, die in verschiedener Weise zum Schutz der Hornhaut dienen: die Augenlider mit den Meibomschen Drüsen und den Wimpern, die Tränendrüse und der Tränenkanal.

Frühzeitig entwickeln sich das obere und das untere Augenlid, indem die Haut in einiger Entfernung vom Hornhautrande zwei über die Oberfläche hervorragende Falten bildet. Die Falten wachsen von oben und unten über die Hornhaut herüber, bis sie sich mit ihren Rändern berühren, und erzeugen so vor dem Augapfel den durch die Lidspalte geöffneten Conjunctivalsack. Der Name „Conjunctivalsack" rührt daher, daß das innerste Blatt der Lidfalten, das sich am Fornix auf die vordere Fläche des Augapfels umschlägt, als Conjunctiva oder Bindehaut des Auges besonders unterschieden wird.

Bei manchen Säugetieren und ebenso beim Menschen kommt es während des embryonalen Lebens zu einem vorübergehenden Verschluß des Conjunctivalsackes. Die Lidränder vereinigen sich in ganzer Ausdehnung und verwachsen mit ihrem Epithelüberzug. Beim Menschen beginnt die Verwachsung im 3. Monat und bildet sich meist kurze Zeit vor der Geburt wieder zurück, welchen Vorgang man als die Lösung der Augenlider bezeichnet. Bei manchen Reptilien aber (Schlangen) wird der Verschluß ein bleibender. Dadurch entsteht bei ihnen noch vor der Hornhaut eine dünne, durchsichtige Haut.

Während der Verwachsung der Augenlider entwickeln sich an ihrem Rande beim Menschen die Meibomschen Drüsen. Die Zellen des Rete Malpighii fangen an zu wuchern und in die mittlere, bindegewebige Platte der Augenlider solide Zapfen zu treiben, die sich etwas später mit seitlichen Knospen bedecken. Eine Höhlung erhalten die anfangs vollständig soliden Drüsen dadurch, daß die zentral gelegenen Zellen verfetten und sich auflösen.

Etwa zur Zeit, wo sich die Meibomschen Drüsen bilden, erfolgt auch die Anlage der Augenwimpern, welche mit der Entwicklung der gewöhnlichen Haare übereinstimmt und daher bei diesen in einem späteren Kapitel besprochen werden wird.

Bei den meisten Wirbeltieren gesellt sich zu dem oberen und dem unteren Augenlid noch ein drittes hinzu, die Nickhaut oder Membrana nictitans, welche sich an der inneren Seite des Auges als eine senkrechte Falte der Bindehaut (Conjunctiva) anlegt. Beim Menschen ist sie nur in verkümmertem Zustand als Plica semilunaris vorhanden. Eine Anzahl kleiner Drüsen, die sich in ihr entwickeln, bedingt ein kleines, rötliches Knötchen die (Caruncula lacrimalis).

Ein weiteres Hilfsorgan des Auges, welches dazu bestimmt ist, den Conjunctivalsack feucht und die vordere Fläche der Hornhaut rein zu erhalten, ist die Tränendrüse. Sie entwickelt sich beim Menschen im 3. Monat durch Sprossenbildung des Epithels des Conjunctivalsacks an der Außenseite des Auges an der Stelle, wo die Bindehaut des oberen Augenlides in die Bindehaut des Augapfels übergeht. Die Sprosse verzweigen sich vielfach, sind zunächst, wie die Meibomschen Drüsen, solid und höhlen sich nach und nach vom Hauptausführgang nach den feineren Zweigen zu aus.

Um das im Conjunctivalsack sich ansammelnde Sekret der verschiedene Drüsen, vornehmlich aber die Tränenflüssigkeit, zu ent-

fernen, hat sich ein besonderer Tränenausführapparat entwickelt, der von dem inneren Augenwinkel in die Nasenhöhle führt. Ein solcher ist von den Amphibien an in allen Wirbeltierklassen vorhanden und auf seine Entwicklungsgeschichte besonders von BORN in einer Reihe von Arbeiten untersucht worden.

Bei den Amphibien beginnt er sich erst zu der Zeit anzulegen, wo in der häutigen Nasenkapsel der Verknorpelungsprozeß bemerkbar wird. Es gerät dann die Keimschicht der Epidermis längs einer Linie, die von der Innenseite des Auges direkt zur Nasenhöhle führt, in Wucherung und senkt sich als eine solide Leiste in die unterliegende Bindegewebsschicht ein. Dann schnürt sich die Leiste von der Nase bis zum Auge hin ab, erhält nachträglich eine Höhle, wodurch sie zu einem von Epithel ausgekleideten Kanal wird, und setzt sich durch eine Öffnung mit der Nasenhöhle in Verbindung. Nach dem Auge zu teilt sich die Leiste in zwei Röhrchen, die mit dem Conjunctivalsack bei der Abschnürung in Verbindung bleiben und aus ihm die Tränenflüssigkeit aufsaugen.

Bei den Vögeln, den Säugetieren und dem Menschen (Fig. 584) ist die Stelle, an welcher sich der Tränenkanal anlegt, schon äußerlich frühzeitig gekennzeichnet durch eine Furche, welche vom inneren Augenwinkel zur Nasenhöhle führt. Durch sie werden zwei Wülste schärfer abgegrenzt, welche als Oberkieferfortsatz und äußerer Nasenfortsatz bei der Bildung des Gesichts eine Rolle spielen, wo sie uns später noch weiter beschäftigen werden. Während nun früher COSTE und KÖLLIKER lehrten, daß sich die Ränder der Tränenrinne zusammenlegen und zu einem Kanal verwachsen, haben BORN und LEGAL, von denen der eine die Reptilien und Vögel, der andere die Säugetiere untersucht hat, festgestellt, daß auch hier wie bei den Amphibien vom Grund der Tränenfurche aus durch Wucherung der Keimschicht eine Epithelleiste gebildet wird, die sich ablöst und erst ziemlich spät zu einem Kanal aushöhlt. Wenn wir uns indessen die Frage vorlegen, wie der Tränenkanal in der Stammesgeschichte ursprünglich entstanden sein mag, so werden wir ihn wohl von einer Rinne ableiten müssen, durch welche zuerst der Conjunctivalsack und die Nasenhöhle in Verbindung getreten sind; wir werden uns bei Beurteilung der embryonalen Befunde daran zu erinnern haben, daß nicht selten ursprünglich rinnenförmige Anlagen, wie die Medullarfurche, unter besonderen Umständen als solide Leisten erscheinen.



Fig. 584. **Kopf eines menschlichen Embryos, von welchem die Unterkieferfortsätze entfernt sind, um die Decke des primitiven Mundraumes überblicken zu können.** Nach HIS.

Was schließlich noch die Entwicklung der Tränenröhrchen bei Vögeln und Säugetieren betrifft, so führen BORN und LEGAL das obere Tränenröhrchen auf das Anfangsstück der Epithelleiste zurück und lassen das untere aus dem oberen hervorsprossen. EWETZKY dagegen läßt das Anfangsstück der Epithelleiste am inneren Augenwinkel sich verbreitern [illegible] [illegible]dem Bindegewebe von unten her einwächst, sich teilen und in [illegible] Röhrchen umwandeln, so daß beide von einer gemeinsamen [illegible] stammen.

B. Die Entwicklung des Gehörorgans.

In ähnlicher Weise wie beim Auge treten auch beim Gehörorgan zahlreiche Teile von sehr verschiedener Abkunft zu einem einheitlichen, sehr komplizierten Apparat zusammen; von ihnen ist wieder der Teil, an welchem sich der Hörnerv ausbreitet, das häutige Labyrinth mit seinem Hörepithel, der bei weitem wichtigste, wie er denn auch in der Entwicklung allen übrigen Teilen vorauseilt und daher in erster Reihe untersucht werden muß.

1. Die Entwicklung des Hörbläschens zum Labyrinth.

Das häutige Labyrinth ist vorzugsweise ein Produkt des äußeren Keimblattes. So groß beim Erwachsenen seine Komplikation ist, welche ihm den Namen Labyrinth eingetragen hat, so einfach verhält sich seine früheste Anlage. Sie entsteht an der Rückenfläche des Embryos in der Gegend des Nachhirns (Fig. 567 *gb*), oberhalb der ersten Schlundspalte und des Ansatzes des zweiten Schlundbogens (Fig. 585 oberhalb der Ziffer *3*). Hier verdickt sich das äußere Keimblatt in einem kreisförmigen Bezirk zur Hörplatte; diese senkt sich alsbald zu einem Hörgrübchen ein. Den ersten Befund zeigt uns ein Querschnitt durch den Kopf eines Embryos der Natter (Fig. 586 *hp*). Bei ihr besteht die Hörplatte aus

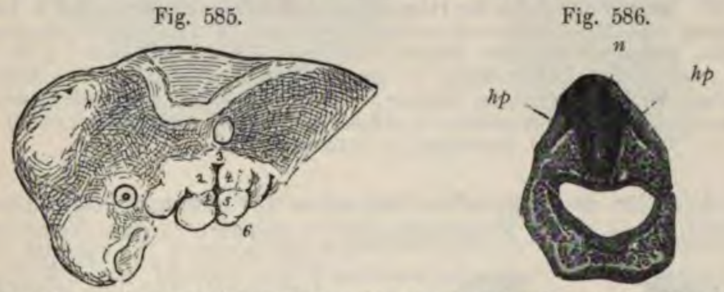


Fig. 585. **Kopf eines menschlichen Embryos (7,5 mm Nackenlänge).** Aus His, Menschliche Embryonen. Oberhalb der ersten Schlundspalte liegt das Ohrbläschen. In der Umgebung der Schlundspalte sieht man sechs mit Ziffern bezeichnete Höcker, aus denen sich das äußere Ohr entwickelt.

Fig. 586. **Schnitt durch die Kopfgegend eines Embryos von Tropidonotus natrix.** Nach R. Krause. *hp* Hörplatte; *n* Nervenohr.

einem einschichtigen Zylinderepithel, während bei Hühner- und Selachierembryonen sich mehrere Lagen von Zellen vorfinden. Die Umwandlung zum Hörgrübchen läßt sich bei Hühnerembryonen vom Ende des 2. Brüttages an (Fig. 587) und bei 15 Tage alten Kaninchenembryonen leicht verfolgen. Das Hörgrübchen liegt der Wand des verlängerten Markes fast unmittelbar an und ist an seinem Grund mit ihr durch einen kurzen, faserigen Strang, welcher auch viele Zellen einschließt, verbunden. Der Strang (*hn*) ist die schon auf diesem frühen Stadium deutlich ausgeprägte Anlage des Hörnerven mit dem Ganglion acusticum.

Eine Abweichung von dem eben dargestellten Befunde bieten die Knochenfische, Ganoiden und Amphibien dar, deren Ektoderm aus einer Grund- und einer Deckschicht zusammengesetzt ist. Bei den Knochenfischen, deren Zentralnervensystem als ein solider Strang, und deren Auge nicht als Blase, sondern als Epithelkugel angelegt wird, entsteht auch anstatt eines Hörgrübchens ein solider Epithel-

zapfen durch eine Wucherung, welche von der Grundschicht allein ausgeht, während die Deckschicht unverändert darüber hinwegzieht. Erst später nach ihrer Abschnürung erhält die solide Anlage, ebenso wie die Rückenmarks- und Augenanlage, eine Höhlung in ihrem Innern.



Fig. 587. **Querschnitt durch die Hörgrübchen eines Hühnerembryos am 2. Tage der Bebrütung.** *hg* Hörgrübchen; *vm* verlängertes Mark; *hn* Anlage des Hörnerven und Ganglion acusticum zwischen Hörgrübchen und verlängertem Mark; *a* die primitiven Aorten; *d* Kopfdarmhöhle; *ec* Endothelhäutchen des Herzens (Endocard); *mc* Anlage der Muskelwand des Herzens; *c* Keimblasencölom; *ge* Gefäße in der Wand des Dottersackes; *af* Amnionfalte; *1* äußeres Keimblatt; *2* Hautfaserblatt; *3* Darmfaserblatt; *4* Darmdrüsenblatt.

Auch bei den Amphibien kommt es mit einzelnen Ausnahmen gewöhnlich nur zu einer Einstülpung der verdickten Grundschicht, welche sich dabei unter Bildung eines Hohlraums von der unverändert gebliebenen Deckschicht abhebt.



Fig. 588. **Frontalschnitt durch die Gegend des verlängerten Markes und durch die Hörbläschen des in Fig. 369 abgebildeten menschlichen Embryos, dessen Augenanlage in Fig. 568 dargestellt ist.** *n* verlängertes Mark mit gut ausgeprägten Neuromeren; *hn* Hörnerv; *hb* Hörbläschen; *vj* Vena jugularis.

Auf dem nächsten Stadium wird das Grübchen zu einem Hörbläschen umgewandelt. Beim Hühnerembryo geschieht dies im Laufe des 3. Tages. Die aus dem äußeren Keimblatt entstandene Einstülpung wird immer tiefer und nimmt, indem ihre Ränder sich aneinanderlegen, eine birn-förmige Gestalt an; hierauf wird der Zusammenhang mit dem äußeren Keimblatt bald vollständig gelöst.

Ein allseitig abgeschlossenes, ringsum in Mesenchym eingebettetes Gehörbläschen (Fig. 588 *hb*) zeigt uns der 4wöchentliche, menschliche Embryo, mit dessen Augenanlage wir schon früher durch Fig. 542 bekannt geworden sind. Vom verlängerten Mark, an dessen Wand die Neuromerie (vgl. S. 543) gut ausgeprägt ist, sind die beiden Bläschen durch eine kleine Mesenchym-

hülle getrennt bis auf eine Stelle, wo die Anlage des Hörnerven als ein breiter und zellenreicher, faseriger Streifen (*hn*) die Verbindung herstellt.

Auch am ausgebildeten Labyrinth hinterläßt die Abschnürungsstelle des Bläschens von der Oberhaut eine bleibende Spur in dem bekannten Ductus endolymphaticus oder dem Labyrinthanhang. (Recessus labyrinthi oder Aquaeductus vestibuli.) Wie sich bei Selachiern, Vögeln und Säugetieren deutlich nachweisen läßt, entsteht aus der dorsalen Wand des Bläschens bei der Abschnürung ein kurzer Verbindungsstiel mit der Epidermis (Fig. 589 u. 590 *de*).

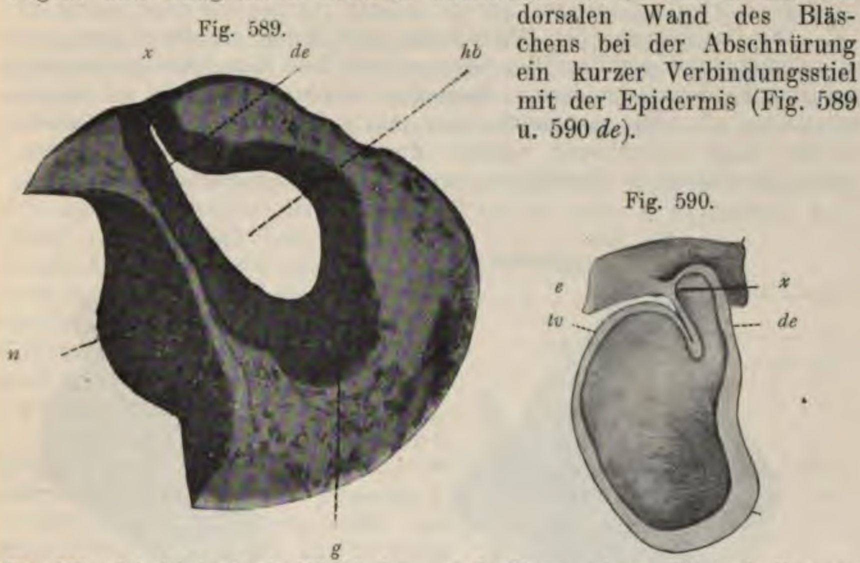


Fig. 589. **Schnitt durch ein Hörbläschen von Scyllium canicula.** Nach R. KRAUSE. *hb* Hörbläschen; *de* Ductus endolymphaticus; bei *x* seine Mündung an der Oberfläche; *g* das der ventralen Wand anliegende Ganglion acust.; *n* Wand des Nervenrohrs.

Fig. 590. **Modell der Hörblase eines Hühnerembryos** kurz vor der Abschnürung (halbiert). Nach R. KRAUSE. *e* Epidermis; *de* Ductus endolymphaticus, der bei *x* in offener Verbindung mit der Epidermis steht; *tv* Tasche für die vertikalen Bogengänge.

Bei den Selachiern bleibt der Ductus endolymphaticus dauernd erhalten (Fig. 591 *de*) und wächst, während sich das Hörbläschen zum Labyrinth umwandelt, zu einem langen, mehrfach gebogenen, dünnen Rohr (*de*) aus, welches das knorpelige Primordialcranium durchbohrt, bis zur Haut vordringt und an ihr mit einer kleinen, offenen Ausmündung endet. Infolgedessen kommuniziert bei den Selachiern der die Endolymphe einschließende Hohlraum dauernd mit dem äußeren Medium. Bei Vögeln (Fig. 590) und Säugetieren dagegen löst sich frühzeitig der Verbindungsstiel von der Oberhaut vollständig ab und wächst dann gleichfalls dorsalwärts zu dem langen Labyrinthanhang aus. Seine Wände legen sich später, was vorgreifend gleich erwähnt sei, dicht aufeinander mit Ausnahme des blinden Endes, das sich zu einer kleinen Blase (Fig. 598 *rl**) erweitert.

Auch bei Amphibien und Reptilien hat der Labyrinthanhang eine ähnliche Entstehung, da die vergleichenden Untersuchungen von R. KRAUSE die Angaben mehrerer Forscher, daß der Stiel an der Abschnürungsstelle ganz verschwinde und der Labyrinthanhang eine neue Ausstülpung sei, nicht bestätigt haben. Nur für die Knochenfische scheinen mir die Verhältnisse noch nicht geklärt zu sein. Nach

der Ansicht von R. Krause fehlt ihnen ein Ductus endolymphaticus, da das, was man als solchen bezeichnet, eine erst spät entstehende Ausstülpung am Sacculus sei.

In dem ersten Stadium seiner Entwicklung, das wir soeben kennen gelernt haben, gleicht das Gehörorgan der Wirbeltiere im höchsten Grade den Einrichtungen, welche bei den meisten Wirbellosen als Gehörorgane gedeutet werden.

Die Gehörorgane der Wirbellosen sind unter der Haut gelegene, mit Endolymphe gefüllte Bläschen, welche ihre Entwicklung ebenfalls von der Epidermis nehmen. Entweder schnüren sie sich von dieser vollständig ab oder sie bleiben mit ihr, auch wenn sie vom Bindegewebe rings umschlossen werden, durch einen langen, flimmernden, epithelialen Kanal in Verbindung, wie bei den Cephalopoden. In beiden

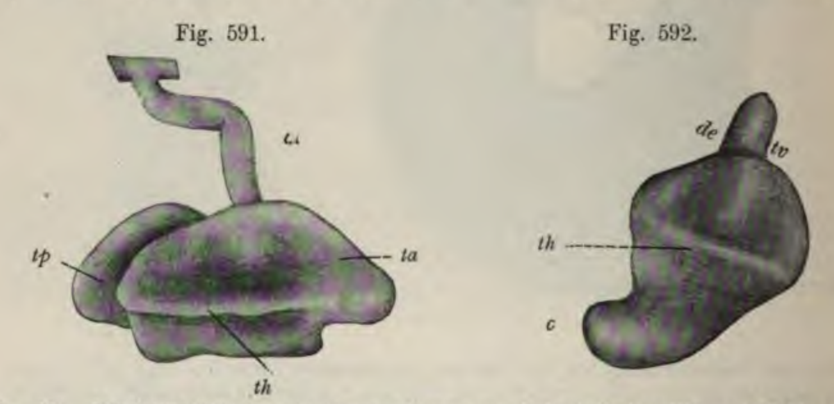


Fig. 591. **Wachsmodell einer in Umwandlung zum Labyrinth begriffenen Hörblase eines Scyllium-Embryos mit langem, offenem Verbindungsrohr (Ductus endolymphaticus), das auf der Haut ausmündet.** Nach R. Krause. *de* Ductus endolymphaticus; *ta*, *tp*, *th* Taschen für den vorderen und den hinteren vertikalen Bogengang und den horizontalen Bogengang.

Fig. 592. **Modell der Hörblase eines Kaninchenembryos von 8 mm N.-St.-L.** Lateralansicht nach R. Krause. *de* Ductus emdolymphaticus; *th* Tasche für den horizontalen Bogengang; *tv* Tasche für die vertikalen Bogengänge.

Fällen sind die Bläschen im Innern von Epithel ausgekleidet, welches aus zwei verschiedenen Arten von Zellen besteht: erstens aus niedrigen, platten Elementen, die gewöhnlich flimmern und dadurch die Flüssigkeit im Innern des Bläschens in Bewegung setzen, und zweitens aus längeren, zylindrischen oder fadenförmigen Hörzellen mit steifen Haaren, die in die Endolymphe hineinragen. Die Hörzellen sind entweder an der Innenwand des Bläschens einzeln oder gruppenweise verteilt, oder sie sind an einer bestimmten Stelle zu einem Hörepithel, dem Hörfleck (Macula acustica) oder der Hörleiste (Crista acustica), vereinigt. Dieselbe kann einfach oder doppelt sein. Zu allen Hörbläschen der Wirbellosen tritt ferner ein Nerv heran, welcher an den Sinneszellen mit feinen Fäserchen endet. Endlich findet sich noch als eine charakteristische Bildung ein fester, kristallinischer Körper vor, der Hörstein oder Oto-lith, der mitten in der Endolymphe schwebt und durch den Schlag der limmerhaare gewöhnlich in eine vibrierende Bewegung versetzt wird. r besteht aus Kristallen von kohlensaurem Kalk.

Bald findet sich nur ein einziger größerer, gewöhnlich konzentrisch geschichteter, kugeliger Körper oder eine größere Anzahl von kleinen Kalkkristallen, die durch eine weiche, breiige Substanz zusammengehalten werden.

Die Entstehung der Hörsteine im Innern der Bläschen ist schwer zu verfolgen. In einem Falle, den FOL beobachten konnte, entwickelten sie sich aus einer Epithelzelle der Bläschenwand. Die Zelle scheidet kleine Kalkkonkremente in ihrem Protoplasma ab, vergrößert sich infolgedessen und springt als Höcker in die Hörflüssigkeit vor. Wenn sie sich noch reicher mit Kalksalzen beladen hat, hängt sie nur noch durch einen Stiel mit der Wand zusammen, löst sich schließlich von ihr ganz ab und fällt in den Bläschenraum, in welchem sie schwebend und in rotierender Bewegung durch die Flimmerzellen erhalten wird.

Bald nach seiner Abschnürung vom äußeren Keimblatt wandelt sich das Hörbläschen der Wirbeltiere in ein sehr kompliziertes Gebilde, das häutige Labyrinth, um, dessen Entstehung ich für die Säugetiere näher beschreiben werde. Es erleidet Metamorphosen, bei denen Faltenbildungen, Ausstülpungen und Abschnürungen die Hauptrolle spielen.

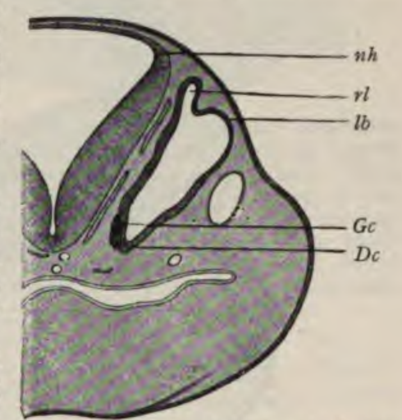


Fig. 593. **Senkrechter Durchschnitt durch die Labyrinthblase eines Schafembryos von 1,3 cm Länge.** 30fach vergr. Nach BÖTTCHER. *nh* Wand des Nachhirns; *rl* Recessus labyrinthi; *lb* Labyrinthbläschen; *Gc* Ganglion cochleare, welches einem Teil des Labyrinthbläschens (*Dc*) anliegt, der zum Schneckengang auswächst.

Die zweite Periode der Entwicklung, die jetzt beginnt, wird dadurch eingeleitet, daß sich das Bläschen in dorso-ventraler Richtung mehr verlängert (Fig. 592 u. 593) und in seiner Mitte etwas einzuschnüren beginnt. Zwar ist diese Einschnürung am Anfang nur sehr wenig ausgeprägt, wird aber allmählich eine so erhebliche, daß zwei Hohlräume entstehen, welche nur durch eine ganz enge, röhrenförmige Verbindung überhaupt noch in Zusammenhang bleiben. Zur besseren Übersicht in unserer Darstellung wird es dienen, wenn wir jetzt schon trotz der noch wenig durchgeführten Sonderung am Bläschen eine obere und eine untere Abteilung unterscheiden und sie getrennt besprechen. Die obere Abteilung (Pars superior) liefert den Utriculus mit den halbkreisförmigen Kanälen, die untere (Pars inferior) wird zum Sacculus mit der Lagena bei Reptilien und Vögeln oder mit dem Ductus cochlearis bei den Säugetieren.

Bei der Umwandlung der Pars superior kann man zwei verschiedene Typen unterscheiden, welche R. KRAUSE den Teleostier- und den Säugetiertypus genannt hat. Dieser findet sich bei den Selachiern, Reptilien, Vögeln und Säugetieren und wird dadurch charakterisiert, daß die halbkreisförmigen Kanäle sich durch Ausstülpungen anlegen in der Weise, wie sie zuerst von dem Zoologen RATHKE bei der Natter ermittelt worden ist. Neuerdings haben R. KRAUSE, HIS jun., H. RÖTHIG und BRUGSCH durch Konstruktion von Wachsmodellen bei Embryonen

von Säugetieren, vom Huhn, vom Menschen und von anderen Wirbeltieren die interessanten Vorgänge noch weiter aufgeklärt.

Wie an den verschiedenen Durchschnitten (Fig. 593—595), noch besser aber an den durch Konstruktion gewonnenen Modellen (Fig. 591, 592) zu erkennen ist, entwickeln sich die halbkreisförmigen Kanäle dadurch, daß von der Blasenwand mehrere Ausstülpungen hervorgetrieben werden, welche die Form von dünnen Taschen oder Scheiben (*tv*, *th*) und einen halbkreisförmigen Umriß besitzen. Am frühesten werden von ihnen die beiden vertikalen Bogengänge angelegt, während der horizontale eine etwas spätere Bildung ist. An jeder Tasche weitet sich nun der Randteil in bedeutenderem Maße aus, während im übrigen Bezirke die beiden Epithelblätter sich fest aufeinanderlegen und zu verkleben beginnen. Infolge dieses einfachen Vorganges, der am Rande stattfindenden Ausweitung und der in der Mitte vor sich gehenden

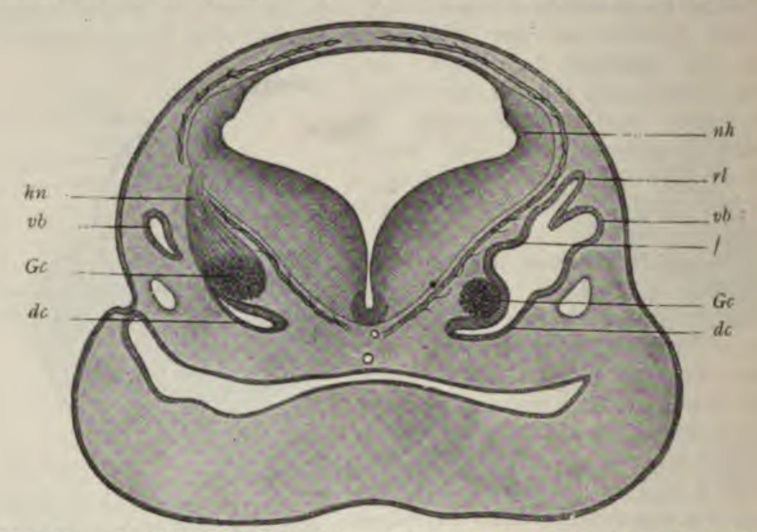


Fig. 594. **Querschnitt durch den Kopf eines 1,6 cm langen Schafembryos in der Geger[illegible] der Labyrinthblase.** Auf der rechten Seite ist ein mitten durch die Labyrinthbla[illegible] geführter Schnitt gezeichnet, links ein etwas mehr nach vorn fallender. Nach Böt[illegible]cher. *hn* Hörnerv; *vb* vertikaler Bogengang; *Gc* Ganglion cochleare (spirale); [illegible] Ductus cochlearis; *f* einspringende Falte, wodurch die Labyrinthblase in Utriculu[illegible] und Sacculus zerlegt wird; *rl* Recessus labyrinthi; *nh* Nachhirn.

Verklebung der Wandungen, erhält man einen halbkreisförmigen Kanal, der an zwei Stellen mit dem ursprünglichen Hohlraum des Bläschens kommuniziert und sich an einer der Mündungen frühzeitig zur Ampulle ausweitet (Fig. 596 u. 597 *ca*, *cp*, *ce*). Bald verschwindet der mittlere Teil, in welchem die Verklebung stattgefunden hat, indem das Epithelhäutchen durch Wucherung des Bindegewebes durchbrochen wird.

Zwischen der Entwicklung des horizontalen und der beiden vertikalen Bogengänge besteht eine interessante, von Krause entdeckte Verschiedenheit. Während nämlich der horizontale Bogengang für sich als eine kleine Tasche angelegt wird (Fig. 592 *th*), nehmen die beiden vertikalen Gänge aus einer einzigen größeren, taschenförmigen Anlage (Fig. 592 *tv*) gemeinsam ihren Ursprung. An dieser großen Tasche (Fig. 596 u. 597) legen sich die Wandungen an zwei verschiedenen Stellen aufeinander und verschmelzen. An einer dieser

Stellen hat sich an dem Präparat, nach welchem das Modell (Fig. 596) konstruiert worden ist, schon eine Öffnung (x) in der Tasche durch Resorption der verlöteten Epithelstrecke gebildet, während an der zweiten Stelle (y) die Epithelmembran noch erhalten ist. Zwischen den verklebten Teilen der Tasche bleibt eine mittlere Strecke offen und wird zum gemeinsamen Ausmündungsschenkel (Sinus superior) der beiden vertikalen Bogengänge (Fig. 597). So liefert auch für diese Eigentümlichkeit die Entwicklungsgeschichte eine einfache, befriedigende Erklärung.

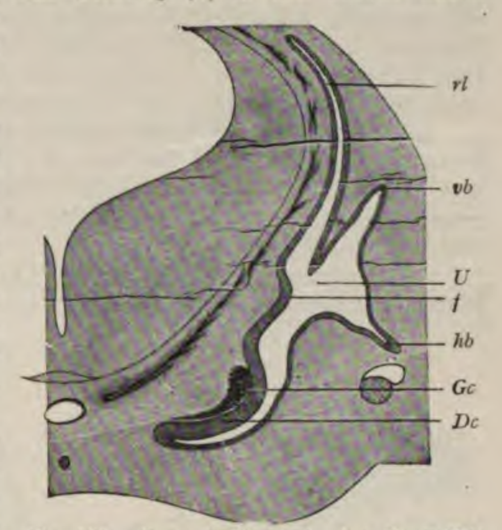


Fig. 595. **Querschnitt durch eine Kopfhälfte eines Schaffötus von 2 cm Länge in der Gegend des Labyrinths.** 30fach vergrößert. Nach Böttcher. *rl* Recessus labyrinthi; *vb*, *hb* vertikaler, horizontaler Bogengang; *U* Utriculus; *f* einspringende Falte, durch welche die Labyrinthblase in Utriculus und Sacculus zerlegt wird; *Dc* Ductus cochlearis; *Gc* Ganglion cochleare.

Was von der oberen Abteilung des Hörbläschens übrig bleibt, nachdem aus seiner Wandung die drei halbkreisförmigen Kanäle hervorgewuchert sind, nennen wir den Utriculus (Fig. 595, 597 u. 598 *U*).

Der zweite Typus, nach welchem sich die Pars superior umwandelt, findet sich bei Teleostiern und Amphibien. Hier bilden sich keine über die Oberfläche hervortretende, taschenförmige Ausstülpungen, dagegen werden die halbkreisförmigen Kanäle

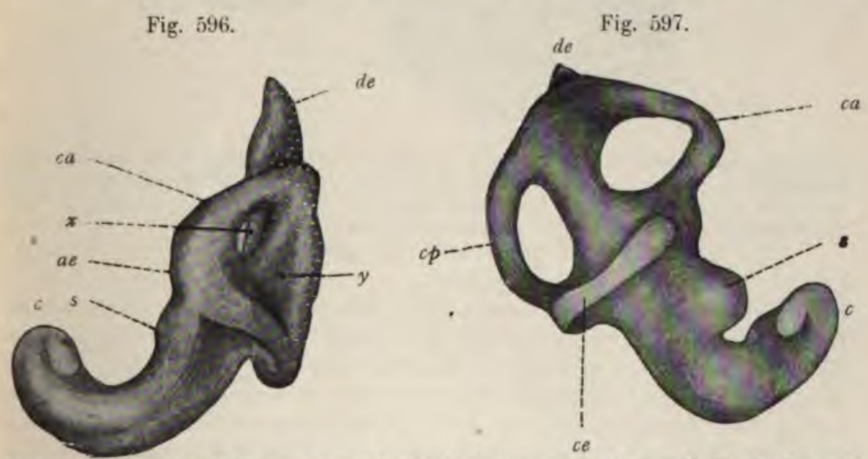


Fig. 596. **Modell der Hörblase eines Kaninchenembryos von 11 mm N.-St.-L.** Laterale Ansicht nach R. Krause. *de* Ductus endolymphaticus; *ca* vorderer Bogengang; *ae* Ampulla ext.; *s* Sacculus; *c* Ductus cochlearis; *y* Verlötungsstelle.

Fig. 597. **Modell vom Labyrinth eines Schweineembryos von 30 mm N.-St.-L.** Nach R. Krause. *de* Ductus endolymphaticus; *ca* und *cp* vorderer und hinterer vertikaler Bogengang; *ce* äußerer horizontaler Bogengang; *s* Sacculus; *c* Ductus cochlearis.

aus dem Hörbläschen gewissermaßen dadurch herausmodelliert, daß das umhüllende Mesenchym in seine Wand hineinwächst und sie vor sich herstülpt. Bei den Teleostiern geschieht dies durch einwachsende Bindegewebszapfen, bei den Amphibien durch bindegewebige Septen. Das Nähere über diese Vorgänge findet sich im Handbuch der Entwicklungslehre. Bd. II. Kap. 6 dargestellt.

Währenddem gehen nicht minder bedeutungsvolle und eingreifende Veränderungen auch an dem unteren Teile der Labyrinthblase vor sich und führen bei den Säugetieren, für welche allein eine genauere Darstellung gegeben werden soll, zur Entstehung des **Sacculus** und der **Schnecke**.

Aus dem ventralen Ende der Pars inferior wächst eine engere, schlauchförmige Ausstülpung hervor (Fig. 592 *c* u. 594 *dc*), die Schritt

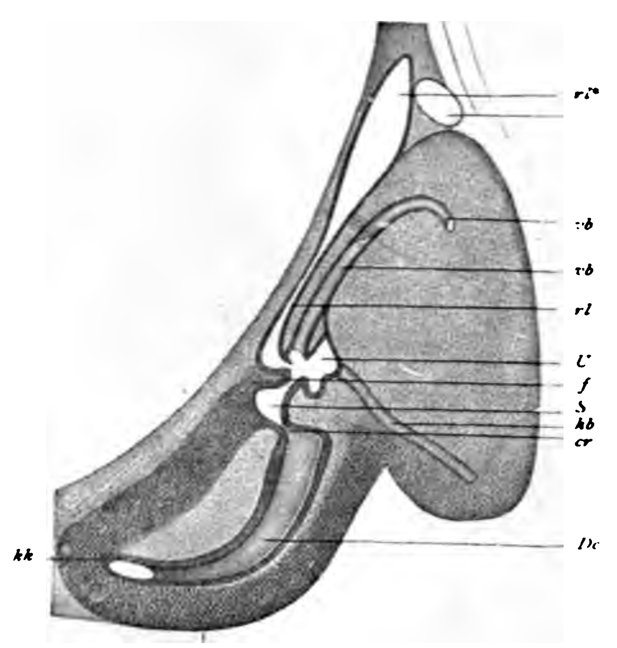


Fig. 598. **Nach zwei Durchschnitten durch das Labyrinth eines 2,8 cm langen Schafembryos.** Nach BÖTTCHER. *rl* Recessus labyrinthi; *rl** ampullenartige Erweiterung desselben; *vb*, *hb* vertikaler, horizontaler Bogengang; *U* Utriculus; *S* Sacculus; *f* Falte, durch welche das Labyrinth in Sacculus und Utriculus zerlegt wird; *cr* Canalis reuniens; *Dc* Ductus cochlearis; *kk* Knorpelkapsel der Schnecke.

für Schritt an Länge zunimmt (Fig. 595 *Dc*) und sich dabei hakenförmig einkrümmt; so findet eine Sonderung statt in den oberen weiteren Teil, den Sacculus, und in den aus ihm hervorgesproßten Ductus cochlearis, dessen Form, Länge und Verlauf aus den verschiedenen Modellen am besten zu ersehen ist (Fig. 596, 597). Später beginnt sich der Schneckengang bei den Säugetieren infolge seines außerordentlichen Längenwachstums in dem weichen, einhüllenden embryonalen Bindegewebe in Spiraltouren aufzurollen, und zwar so, daß er beim Menschen zwei und eine halbe Windung beschreibt (Fig. 599 *c* u. 600). Indem die erste Windung die größte ist, und die nächsten immer enger werden, gewinnt er eine große Ähnlichkeit mit dem Gang eines Schneckengehäuses.

Bei den Reptilien und Vögeln bleibt die Ausstülpung der Pars inferior erheblich kleiner und verharrt gleichsam dauernd auf dem Stadium, wie es in Fig. 592 vom Kaninchen dargestellt ist; sie bildet also einen hakenförmig gekrümmten, schlauchartigen Fortsatz, der hier Lagena heißt.

Später beginnt sich bei den Säugetieren der Sacculus sowohl vom Utriculus als auch vom Schneckengang sehr scharf abzugrenzen (Fig. 598, 600) und nur noch durch außerordentlich enge Verbindungsröhrchen mit ihnen in Zusammenhang zu bleiben. Die schärfere Trennung von Utriculus und Sacculus (Canalis utriculo-saccularis) erfolgt dadurch, daß zwischen beiden ein bindegewebiges Septum eindringt. Seine Firste ist gerade gegen die Einmündungsstelle des Ductus endolymphaticus gerichtet; sie erreicht diese selbst und sondert sie bei weiterem Vordringen in zwei Abteilungen. Es entsteht auf diese Weise ein Bild, als ob der Labyrinthanhang an seinem Ursprung sich in zwei feine Röhrchen spaltet; von denen das eine in den Sacculus, das andere in den Utriculus führt (Fig. 600).

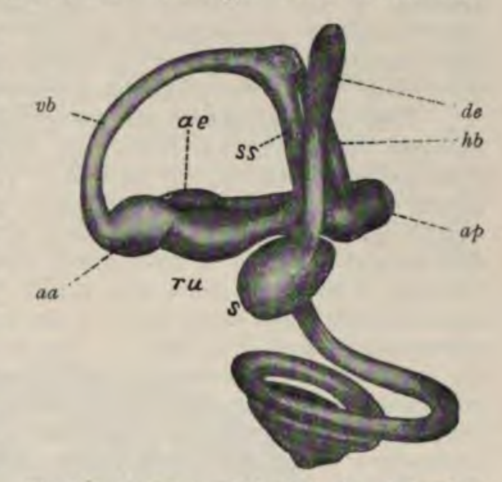


Fig. 599. **Modell vom Labyrinth eines Schweineembryos von ca. 100 mm N.-St.-L.** Medialansicht nach R. Krause. *ss* Sinus superior; *ru* Recessus utriculi; *ae* äußere Ampulle. Übrige Bezeichnungen wie in den früheren Figuren.

Durch eine zweite, tiefe Einschnürung (Fig. 598 u. 600) setzt sich der Sacculus (*S*) von dem noch in Entwicklung begriffenen Schneckengang (*D.c*) ab; und auch hier erhält sich noch ein Zusammenhang nur durch ein ganz außerordentlich dünnes Verbindungskanälchen (*cr*), das Hensen entdeckt und als Canalis reuniens beschrieben hat.



Fig. 600. **Schema zur Erläuterung des häutigen ausgebildeten Labyrinthes.** *U* Utriculus; *S* Sacculus; *Cr* Canalis reuniens; *R* Recessus labyrinthi; Labyrinthanhang; *C* Schnecke; *K* Kuppelblindsack; *V* Vorhofsblindsack des Schneckenkanals.

Mit den äußeren Formveränderungen des Bläschens gehen auch Veränderungen in der Beschaffenheit seines Epithels einher. Das Epithel sondert sich in die indifferenten, nur als Überzug dienenden Epithelzellen und in die eigentlichen Hörzellen. Die ersteren platten sich ab, werden kubisch oder schüppchenartig und überziehen den größten Teil der Oberfläche der halbkreisförmigen Kanäle, des Sacculus, des Utriculus, des Labyrinthanhanges und der Schnecke. Die Hörzellen dagegen verlängern sich, werden zylindrisch und spindelförmig und erhalten auf der freien Oberfläche Haare, die in die Endolymphe hineinragen. Dadurch, daß

das Bläschen sich in die verschiedenen Abteilungen sondert, wird auch das Hörepithel in ebenso viele einzelne Flecke zerlegt, zu denen sich dann der Hörnerv begibt. Das Hörepithel zerfällt mithin in je eine Macula acustica im Sacculus und Utriculus, in je eine Crista acustica in den Ampullen der drei halbkreisförmigen Kanäle und in eine besonders kompliziert gestaltete Endigung im Schneckengang. Hier wächst das Hörepithel zu einem langen, spiralen Band aus, das unter dem Namen des CORTIschen Organes bekannt ist.

Über die Histogenese des Schneckenganges liegt außer den älteren Arbeiten von KÖLLIKER, BÖTTCHER, RETZIUS und GOTTSTEIN eine eingehende Untersuchung von BAGINSKY vor. Während sich das Epithel überall an den Wandungen des Ganges abflacht, bleibt es an der Seite, welche der später auftretenden Scala tympani zugewandt ist, verdickt und sondert sich hier in zwei durch eine Furche getrennte, spiral verlaufende Wülste, die beide aus hohen, zylindrischen Epithelzellen zusammengesetzt und schon bei 3½ cm großen Kaninchenembryonen zu unterscheiden sind (Fig. 603 *C*). Von ihnen ist der eine Wulst, welcher der späteren Schneckenachse näher liegt, der breitere und größere; er scheidet frühzeitig eine radiär gestreifte, dicke Cuticula, die Anlage der Membrana tectoria, ab. Der kleinere Epithelwulst bildet sich zum CORTIschen Organ um. Seine ursprünglich gleichartigen, zylindrischen Elemente sondern sich in vier Zellgruppen, die in spiral verlaufenden Längsreihen angeordnet sind. Von diesen wird die eine Gruppe zu den inneren Haarzellen, die zweite daran angrenzende Gruppe wandelt sich in die CORTIschen Pfeiler um, zwischen denen später ein dreieckiger Hohlraum auftritt und den CORTIschen Tunnel liefert. Die dritte Gruppe wird zu den äußeren Haarzellen, deren erste Differenzierung schon bei 5½ cm großen Kaninchenembryonen wahrzunehmen ist. Aus der vierten Zellgruppe entstehen die HENSENschen Stützszellen. Betreff weiterer Details sei auf die oben genannte Arbeit von BAGINSKY verwiesen.

Der ursprünglich einfache Hörnerv, der zum Bläschen herangetreten war, wird mit der Sonderung des Hörepithels in Maculae, Cristae und CORTIsches Organ ebenfalls in einzelne Zweige aufgelöst. Wir unterscheiden am Hörnerven den N. vestibuli, der wieder in verschiedenen Zweigen zu den Maculae und Cristae tritt, und den N. cochleae.

Auch das zum Hörnerv gehörige, ursprünglich einfache Ganglion acusticum wird in zwei voneinander räumlich getrennte Abschnitte gesondert. Der dem N. vestibuli zugeteilte Abschnitt liegt bei Erwachsenen, vom Endgebiet weiter entfernt, im inneren Gehörgang und bildet hier die bekannte Intumescentia gangliiformis Scarpae; der zum N. cochleae gehörige Teil dagegen schließt sich der Endausbreitung des Nerven an; beim Embryo ist er der Anlage des Ductus cochlearis eng verbunden (Fig. 594, 595 *Gc*) und wächst dann in demselben Maße, wie sich dieselbe vergrößert, zu einem dünnen Bande aus, welches bis zum blinden Ende des Ganges reicht und unter dem Namen des Ganglion spirale bekannt ist (Fig. 603 *Gsp*).

2. Entwicklung der häutigen Ohrkapsel zum knöchernen Labyrinth und zu den perilymphatischen Räumen.

Alle Veränderungen, von denen bis jetzt gesprochen wurde, sind einzig und allein von dem Epithelbläschen ausgegangen, welches sich

vom äußeren Keimblatt abgeschnürt hat. Es wird jetzt meine Aufgabe sein, das Augenmerk auf eine Reihe von Vorgängen zu lenken, die sich in der Umgebung der epithelialen Hohlräume, also in dem Mesenchym, in welches sie sich eingelagert haben, abspielen. Die Vorgänge führen zur Entstehung des knöchernen Labyrinthes, der perilymphatischen Räume und weicher, bindegewebiger Lagen, die sich mit den bisher betrachteten, rein epithelialen Bildungen innig verbinden und mit ihnen als häutiges Labyrinth in der deskriptiven Anatomie zusammengefaßt werden. Es findet hier ähnliches statt, wie bei der Entwicklung des Nervenrohrs und des Auges, bei denen sich auch im Anschluß an die epithelialen Teile die bindegewebige Umgebung in besonderer Weise umgestaltet. Hier wie dort kommen vergleichbare Bildungen zustande, wie schon von verschiedenen Seiten, von KÖLLIKER, SCHWALBE u. a. betont worden ist.

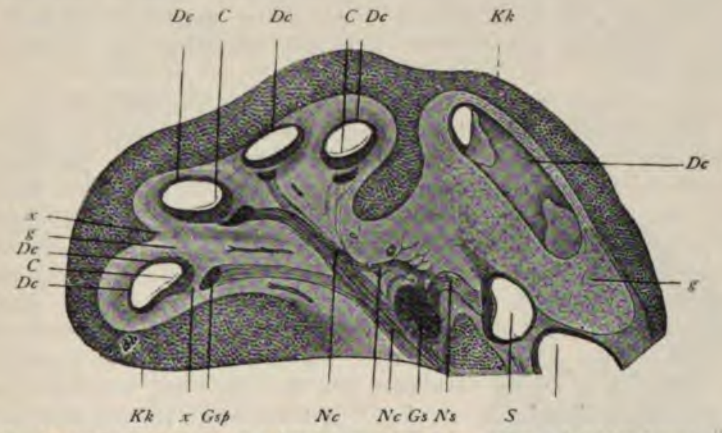


Fig. 601. **Durchschnitt durch die Schnecke eines 7 cm langen Schafembryos.** 39fach vergrößert. Nach BÖTTCHER. *Kk* Knorpelkapsel der Schnecke; *S* Sacculus mit dem hinzutretenden Nerven (*Ns*); *Gs* das mit dem Schneckennerven (*Nc*) in Verbindung stehende Ganglion, aus welchem Nervenfasern (*Ns*) für den Sacculus entspringen; *Gsp* Ganglion spirale; *Dc* Ductus cochlearis; *C* CORTIsches Organ desselben; *g* Gallertgewebe in der Umgebung des Ductus cochlearis; *x* dichtere Bindegewebsschichten.

Der Vergleich läßt sich bis in Einzelheiten durchführen. Wie das Nervenrohr und der epitheliale Augenbecher, so werden auch die vom primitiven Hörbläschen herrührenden Abschnitte zunächst von einer weichen, blutgefäßführenden Bindegewebsschicht umhüllt. Der Pia mater des Gehirns entspricht die Gefäßhaut des Auges und die weiche Ohrkapsel oder die bindegewebige Wand des häutigen Labyrinths. Um alle drei Organe hat sich dann eine feste Hülle nach außen zum Schutze entwickelt: am Gehirn die Dura mater mit der Schädelkapsel, am Auge die Faserhaut (Sklera), am Gehör das knöcherne Labyrinth mit seinem Periost. Dazu gesellt sich noch eine dritte beachtenswerte Übereinstimmung. In allen drei Fällen sind die weichen und festen Umhüllungen durch mehr oder minder weite Spalträume getrennt, welche zum Lymphsystem hinzuzurechnen sind. Am Nervenrohr begegnen wir dem Subdural- und Subarachnoidealraum, am Auge dem Perichorioidealraum, am Gehörorgan den perilymphatischen Räumen, die an der Schnecke den besonderen Namen der Treppen (Scalae) (Fig. 603 *ST* u. *SV*) erhalten haben.

Im einzelnen vollzieht sich die Bildung der Hüllen um das epitheliale Gehörbläschen in folgender Weise:

Bald nach seiner Abschnürung vom Hornblatt ist das Hörbläschen ringsum in zellenreiches Mesenchym eingehüllt, dessen einzelne Zellen in einer äußerst geringen, weichen und homogenen Zwischensubstanz liegen und einen großen Kern und eine spärliche Protoplasmahülle mit kurzen Ausläufern besitzen. Allmählich sondert sich die Umhüllung in zwei Lagen (Fig. 598 u. 601). In der Umgebung der epithelialen Kanäle nimmt die weiche Zwischensubstanz zwischen den Zellen zu, die teils sternförmig, teils spindelig werden und im ersten Fall längere Ausläufer nach verschiedenen Richtungen entsenden. Es entsteht hier die als Schleim- oder Gallertgewebe (Fig. 601 u. 603 g) bekannte Modifikation der Bindesubstanz, in der auch einzelne Blutgefäße ihren Weg nehmen. Nach außen davon bleiben die Zellen kleiner und dichter zusammengedrängt und sind durch dünne Scheidewände einer festeren Zwischensubstanz voneinander getrennt. Indem diese zunimmt, gewinnt das Gewebe bald den Charakter des embryonalen Knorpels (*Kk*).

Die weiteren Veränderungen sind für die Bogengänge, den Utriculus und Sacculus und den Schneckenkanal gesondert zu verfolgen. Die drei halbkreisförmigen Kanäle liegen nicht genau in der Mitte der von Gallertgewebe ausgefüllten Hohlräume des embryonalen Knorpels, sondern so, daß sie mit ihrem konvexen Rande an den Knorpel fast unmittelbar anstoßen, an der konkaven Seite dagegen durch eine dickere Schicht von Gallertgewebe getrennt werden (Fig. 602 *pr*). Dieses sondert sich in drei Schichten: in eine mittlere Lage, in welcher die gallertige Zwischensubstanz erheblich zunimmt und dabei mehr und mehr flüssig wird, und in zwei dünne Grenzlagen, die sich in fibrilläres Bindegewebe umwandeln. Von diesen verbindet sich die eine innig mit dem Epithelrohr, zu dessen Ernährung sie dient, indem sich in ihr ein dichtes Blutgefäßnetz ausbreitet, die andere liegt der Innenfläche der knorpeligen Umhüllung an, zu deren Perichondrium sie wird.

Das Gallertgewebe der mittleren Lage ist nur von kurzem Bestand. Bald zeigt es Merkmale einer beginnenden Rückbildung. Die sternförmigen Zellen werden mit Fettkörnchen in der Umgebung ihrer Kerne und in ihren langen Ausläufern erfüllt; später zerfallen sie. In der gallertigen Grundsubstanz bilden sich durch eine immer mehr zunehmende Erweichung kleine, mit Flüssigkeit erfüllte Räume; dieselben vergrößern sich und verschmelzen darauf untereinander, bis schließlich zwischen der bindegewebigen Hülle des halbkreisförmigen Kanals und dem Perichondrium ein großer, mit Perilymphe erfüllter Raum, der in dem Schema Fig. 604 schwarz bezeichnet ist, an Stelle des Gallertgewebes entstanden ist. Hier und da gehen bindegewebige Stränge von einer Bindegewebsschicht zur anderen und dienen als Brücke den Nerven und Blutgefäßen, welche sich zum halbkreisförmigen Kanal begeben.

Eine letzte Veränderung tritt endlich noch an der knorpeligen Umhüllung ein, indem sie durch endochondrale Verknöcherung in Knochensubstanz übergeführt wird. Somit sind nun die häutigen in die knöchernen, halbkreisförmigen Kanäle (Fig. 604 *a* u. *b KL*) eingeschlossen, welche das vergrößerte Abbild der ersteren sind.

Entsprechende Veränderungen (Fig. 604) vollziehen sich in der Umgebung von Utriculus und Sacculus (*S*) und führen 1. zur Ent-

tehung eines perilymphatischen Hohlraumes (Cp), der mit den perilymphatischen Hohlräumen der halbkreisförmigen Kanäle in Verbindung steht, und 2. zur Entstehung einer knöchernen Umhüllung (KL'), welche en Vorraum oder das Vestibulum begrenzt und den mittleren Abschnitt es knöchernen Labyrinthes darstellt.

In komplizierterer Weise verändert sich die Umhüllung des epithelialen Schneckenganges, welche zur knöchernen Schnecke mit ihren Treppen wird. Sie ist zur Zeit, wo der Gang (Fig. 598 Dc) nur eine halbe Spiralwindung beschreibt, schon in eine innere, weiche, und in eine äußere, festere Schicht, die zum Knorpel (kk) wird, gesondert. Die Knorpelkapsel (Fig. 601 Kk), die mit der knorpeligen Masse der übrigen Teile des Labyrinths zusammenhängt und mit ihnen einen Teil der Anlage des Felsenbeins ausmacht, schließt später eine linsenförmige Höhle ein und besitzt eine weite Öffnung, durch welche der Schneckennerv (Fig. 601 Nc) eintritt. Eine Ähnlichkeit mit einem Schneckengehäuse ist noch nicht zu erkennen. Sie tritt erst allmählich ein und wird durch zwei Momente hervorgerufen, durch Auswachsen des epithelialen Ganges und durch Sonderung des ihn umhüllenden, weichen Gewebes in flüssige und in fester werdende Teile.

Beim Auswachsen beschreibt der epitheliale Schneckengang in einer Kapsel die schon früher beschriebenen, in Fig. 603 auf dem Querschnitt getroffenen Spiralwindungen (Dc), wobei er immer der Innenfläche der Kapsel (Kk) ziemlich dicht angeschmiegt bleibt. In der Mitte seiner Windungen, mithin in der Achse der Kapsel, steigt der Schneckennerv (Nc) von der Eintrittsöffnung aus gerade in die Höhe, gibt zahlreiche seitliche Äste ab zur konkaven Seite des Schneckengangs (Dc), wo sie zum Ganglion (Gsp) anschwellen, welches jetzt gleichfalls zu einem spiralen Bande mit ausgewachsen ist. Dem Verlauf der Nerven haben sich auch die ernährenden Blutgefäße angeschlossen.

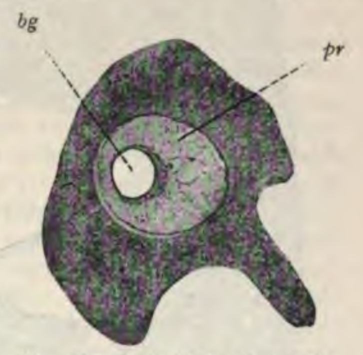


Fig. 602. **Schnitt durch den Bogengang eines Hundeembryos.** Nach R. KRAUSE. *bg* Bogengang; *pr* perilymphatischer Raum, der noch mit Gallertgewebe ausgefüllt ist.

Wenn die Entwicklung so weit fortgeschritten ist, bedarf es nur noch einer histologischen Sonderung im weichen Mesenchym, welches die Knorpelkapsel ausfüllt, um die noch fehlenden Teile des ausgebildeten Schneckengehäuses, die Schneckenachse (Modiolus), die Lamina spiralis ossea, den knöchernen Schneckengang, die Vorhofs- und die Paukentreppe, zum Vorschein zu bringen (Fig. 603). Wie in der Umgebung der halbkreisförmigen Kanäle, des Utriculus und des Sacculus, sondert sich das Mesenchym in festere, faserig werdende Bindesubstanz und in ein immer weicher werdendes Gallertgewebe (g). Faserige Bindesubstanz entwickelt sich erstens in der Umgebung der in die Knorpelkapsel eintretenden Nerven- (Nc) und Blutgefäßstämme und liefert die Grundlage der späteren, knöchernen Schneckenachse (M); zweitens liefert sie eine Umhüllung der von der Achse zum epithelialen Schneckengang hinziehenden Nervenfasern (N), Ganglienzellen (Gsp) und Blutgefäße und stellt eine Bindegewebsplatte dar, die später zur Lamina spiralis ossea verknöchert. Drittens überzieht sie in dünner Schicht den epi-

thelialen Schneckengang, an welchem sie zur Ausbreitung der Blutgefäße dient, und wird mit ihm als häutiger Schneckengang zusammengefaßt. Viertens kleidet sie die Innenfläche der Knorpelkapsel als Peri-

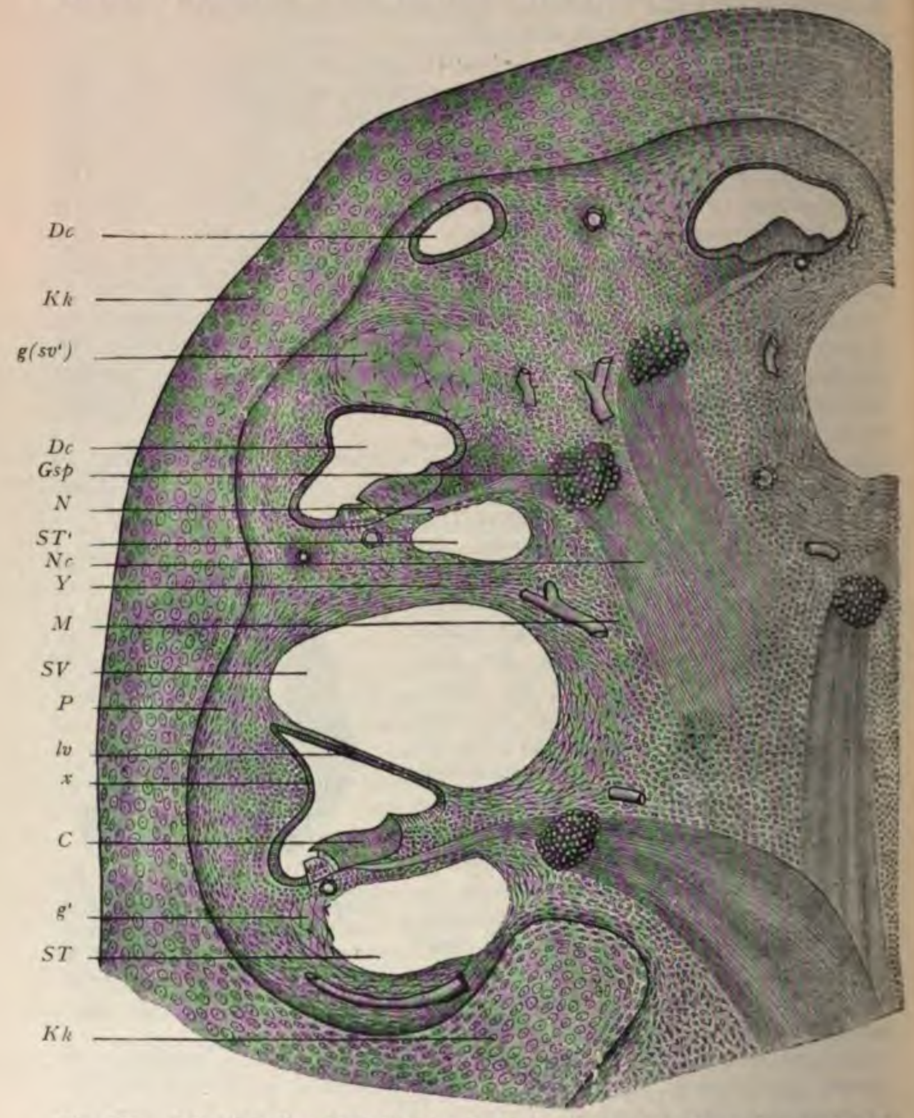


Fig. 603. **Teil eines Durchschnitts durch die Schnecke eines 9 cm langen Katzenembryos.** Nach Böttcher. *Kk* Knorpelkapsel, in welcher der Schneckengang sich in Spiraltouren aufgewunden hat; *Dc* Ductus cochlearis; *C* die beiden Epithelwülste der tympanalen Wand, von welcher der breitere die Membrana tectoria absondert, der kleinere, von der Schneckenachse weiter abgelegene Wulst sich in das Cortische Organ umwandelt; *lv* Lamina vestibularis; *x* äußere Wand des häutigen Schneckenganges mit Ligamentum spirale; *SV* Scala vestibuli, Vorhofstreppe; *ST*, *ST'* Scala tympani, Paukentreppe; *g* Gallertgewebe, welches noch die letzte Windung der Scala vestibuli (*sv'*) ausfüllt; *g'* Rest des noch nicht verflüssigten Gallertgewebes; *M* festeres Bindegewebe in der Umgebung des Schneckennerven (*Nc*); *Gsp* Ganglion spirale; *N* zum Cortischen Organ in der späteren Lamina spiralis ossea herantretender Nerv; *Y* dichtere Bindegewebsschicht, die verknöchert und den knöchernen Schneckengang begrenzen hilft; *P* Perichondrium.

ondrium (*P*) aus. Fünftens endlich bildet sich eine Bindegewebs-atte (*Y*) zwischen der spiralen Knorpelleiste, die, wie oben beschrieben, n der Kapsel nach innen vorspringt, und der bindegewebigen Schnecken-hse (*M*). Sie spannt sich zwischen den einzelnen Windungen des iutigen Schneckengangs aus, so daß der letztere nunmehr in einen eiteren Kanal, dessen Wandung teils knorpelig, teils häutig ist, zu gen kommt. Der Kanal ist die Grundlage des knöchernen Schnecken-ngs.

Der nicht in fibrilläres Bindegewebe umgewandelte Rest des esenchyms wird Gallertgewebe (*g* u. *g'*). Es bildet zwischen den eben ifgezählten Teilen zwei spirale Streifen, von denen der eine oberhalb s häutigen Schneckengangs und der häutigen Lamina spiralis, der idere unterhalb von ihnen gelegen ist. Die Streifen nehmen daher e Stelle der Vorhofstreppe (*SV*) und der Paukentreppe (*ST*) ein. ie Treppen entstehen, noch ehe der Verknöcherungsprozeß beginnt, nau in derselben Weise wie die perilymphatischen Räume in der mgebung der halbkreisförmigen Kanäle und des Vestibulum. Im allertgewebe wird die Grundsubstanz weicher, die Zellen beginnen nter Bildung von Fettkörnchen zu zerfallen. Es werden kleine, mit lüssigkeit erfüllte Hohlräume sichtbar; diese verbinden sich unter-nander; schließlich ist der ganze von Gallertgewebe eingenommene aum von Perilymphe erfüllt. Der Erweichungsprozeß beginnt an r Basis der Schnecke im Gebiet der ersten Windung (*ST* u. *SV*) und hreitet nach der Kuppel langsam fort. Hier treten zuletzt Vorhofs-nd Paukentreppe in Verbindung, nachdem der letzte Rest des Gallert-webes aufgelöst ist. Die Fig. 603 zeigt uns ein Stadium, in welchem n der Schneckenbasis die perilymphatischen Räume (*SV* u. *ST*) angelegt nd nur noch geringe Reste Gallertgewebe (*g'*) vorhanden sind, während n der Schneckenspitze der Verflüssigungsprozeß des Gallertgewebes (*g*) och nicht erfolgt ist.

Mit der Entwicklung der Treppen verändert auch der häutige Schneckengang seine Form. Während früher der Querschnitt oval ussah, nimmt er jetzt die Gestalt eines Dreiecks an (*Dc*). Denn es flachen sich die Wandstrecken ab, welche an die Vorhofs- und die Pauken-treppe angrenzen und nach ihnen benannt werden, und spannen sich zwischen dem freien Rand der Lamina spiralis und der Innenfläche ler Knorpelkapsel glatt aus. Hierbei kommt die tympanale Wand (*C*) nit der Lamina spiralis in eine Ebene zu liegen, die vestibulare Wand (*lv*) ildet einen spitzen Winkel mit ihr, und die dritte (*x*) liegt dem Peri-ondrium der Knorpelkapsel überall dicht an.

Den drei Wandstrecken entsprechend nimmt die epitheliale Aus-idung des häutigen Schneckengangs eine sehr verschiedene Be-affenheit an. Während die Epithelzellen an der vestibularen und ßeren Wand teils kubisch, teils ganz abgeplattet werden, verlängern sich auf der tympanalen Wand, hängen hier mit den Endfäserchen s Schneckennerven zusammen und erzeugen das kompliziert ge-ute Corti'sche Organ (*C*), welches, wie die Hörleisten und die Hörflecke r Ampullen, des Sacculus und des Utriculus, die letzten Endigungen s Hörnerven in sich birgt (s. S. 612).

Seiner Vollendung wird der verwickelte Aufbau der Schnecke hließlich mit Eintritt des Verknöcherungsprozesses entgegengeführt. Dieser vollzieht sich in einer zweifachen Weise. Einmal verknöchert lie Knorpelkapsel auf endochondralem Wege, wie das ganze knor-

pelige Felsenbein, von dem sie einen kleinen Teil ausmacht. Das so entstehende Knochengewebe ist längere Zeit spongiös und mit größeren Markräumen versehen. Zweitens verknöchern auf direktem Weg die oben aufgeführten, faserigen Bindegewebslagen, die Scheidewände der Schneckenkanäle, die bindegewebige Achse oder der Modiolus und die Lamina spiralis. Gleichzeitig lagern sich kompakte Knochenlamellen von innen her auf das spongiöse, aus der Knorpelkapsel entstandene Gewebe ab; sie sind, wie BÖTTCHER gezeigt hat, vom ursprünglichen Perichondrium, das zum Periost wird, abgeschieden worden. Infolgedessen läßt sich auch die knöcherne Schneckenkapsel in jüngeren Lebensjahren leicht aus dem lockeren Knochengewebe endochondralen Ursprungs herausschälen.

3. Entwicklung der Hilfsapparate des Gehörorgans. (Mittleres und äußeres Ohr.)

Zu dem häutigen und dem knöchernen Labyrinth, welche man auch als inneres Ohr zusammenfaßt, gesellen sich einige Hilfsapparate in derselben Weise, wie die Augenmuskeln, die Lider, Tränendrüse und Tränenwege zum Augapfel hinzutreten. Es sind Bildungen, die den niederen Wirbeltieren (Fischen) fehlen und sich erst von den Amphibien an in einer immer vollkommener werdenden Weise zu entwickeln beginnen. Sie haben die Aufgabe, die Überleitung der Schallwellen zum Labyrinth zu vermitteln, und werden daher als schallzuleitende Apparate zusammengefaßt. Ihrer Lage nach werden sie auch als mittleres und als äußeres Ohr bezeichnet. Das Mittelohr besteht bei den Säugetieren, wo es seine höchste Vollendung erreicht (Schema 604), aus der Paukenhöhle (*Ct*), der EUSTACHIschen Röhre (*Tb*) und den drei Gehörknöchelchen (*SAp*), das äußere Ohr aus dem Trommelfell (*Mt*), dem Gehörgang (*Mae*) und der Ohrmuschel (*M*). Wenn ich oben sagte, daß diese Teile den Fischen fehlen, so ist dies nur cum grano zu verstehen; sie fehlen nur als schallzuleitende Apparate, sind dagegen als andersartig funktionierende Gebilde und in einfacherem Zustande doch bei ihnen schon vorhanden. Denn es entwickeln sich die verschiedenen Hilfsapparate des Gehörs aus der ersten Schlundspalte und aus einigen in ihrer Umgebung gelagerten Teilen.

Es wird auch hier gut sein, uns mit dem ursprünglichen Zustand, der zum Ausgang gedient hat, bekannt zu machen, wozu die Selachier als Beispiel dienen mögen.

Bei ihnen bildet sich die erste Schlundspalte, die zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen und zwischen Trigeminus und Acustico-facialis gelegen ist, zum größten Teil zurück; sie schließt sich zur Seite des Schlundes und bleibt nur dorsal am oberen Ende der beiden Schlundbogen offen. Sie stellt dann einen kurzen Kanal dar, der innen und außen eine kleine, rundliche Öffnung besitzt und an der Labyrinthregion des Schädels, in welche das Gehörorgan eingebettet ist, ganz dicht vorbeizieht. Mit der Atmung hat der Kanal, das sogenannte Spritzloch, nichts mehr zu schaffen, da sich die Kiemenblättchen an seiner Wandung zurückbilden. Durch seine Lage in unmittelbarer Nähe des Labyrinths erscheint er schon bei den Selachiern als der beste Weg für die Fortleitung der Schallwellen zum inneren Ohr. Hierin ist eine Hauptbedingung gegeben, daß er bei den übrigen Wirbeltieren ganz

in den Dienst des Gehörorgans tritt und sich für diese bestimmte Funktion in einer zweckmäßigeren Weise fortbildet.

Dem Spritzloch der Selachier entsprechen bei den höheren Tieren (Fig. 604) die Paukenhöhle (*Ct*), die EUSTACHIsche Röhre (*Tb*) und der äußere Gehörgang (*Mae*). Sie entwickeln sich gleichfalls aus dem oberen Teil der ersten Schlundspalte. Wenn von ihnen einige Forscher, wie URBANTSCHITSCH, neuerdings behauptet haben, daß sie mit der 1. Schlundspalte nichts zu schaffen hätten, sondern selbständig durch Ausstülpungen der Rachenhöhle angelegt würden, so stehen dieser Ansicht nicht nur vergleichend-anatomische Erwägungen, sondern auch die Angaben von KÖLLIKER, HOFFMANN und PIERSOL entgegen, welche sich auf die Entwicklung der Reptilien, Vögel und Säugetiere beziehen.

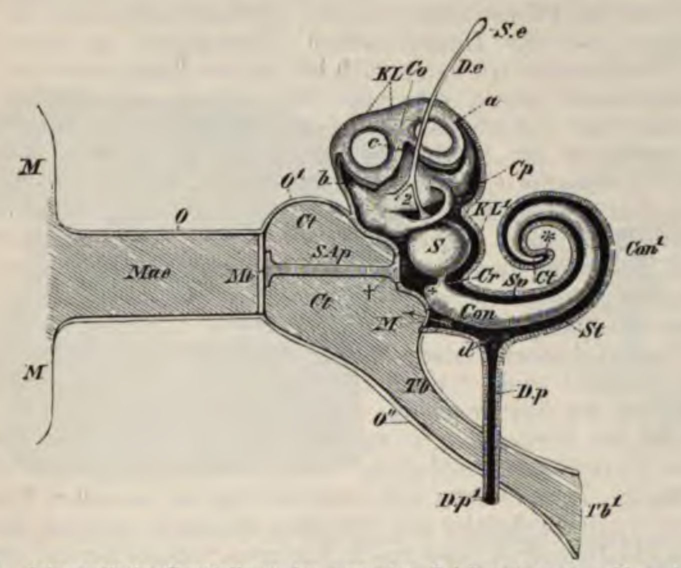


Fig. 604. **Schematische Darstellung des gesamten Gehörorgans vom Menschen.** Aus WIEDERSHEIM. Äußeres Ohr: *MM* Ohrmuschel; *Mae* Meatus auditorius externus; *O* Wand desselben; *Mt* Membran tympani. Mittelohr: *Ct*, *Ct* Cavum tympani; O^1 Wand desselben; *SAp* schalleitender Apparat, welcher an Stelle der Ossicula auditiva nur als stabförmiger Körper eingezeichnet ist; die Stelle † entspricht der Steigbügelplatte, welche das ovale Fenster verschließt; *Tb* Tuba Eustachii; Tb^1 ihre Einmündung in den Rachen; *O''* ihre Wand. Inneres Ohr: mit zum größten Teil abgegrenztem, knöchernem Labyrinth (*Kl*, *Kl'*); *S* Sacculus; *a*, *b* die beiden vertikalen Bogengänge des häutigen und knöchernen Labyrinths; *S.e*, *D.e* Saccus und Ductus endolymphaticus, wobei sich der letztere bei *2* in zwei Schenkel spaltet; *Cp* Cavum perilymphaticum; *Cr* Canalis reuniens; *Con* häutige Schnecke, die bei † den Vorhofblindsack erzeugt; Con^1 knöcherne Schnecke; *Sv* und *St* Scala vestibuli und Scala tympani, welche bei * an der Cupula terminalis (*Ct*) ineinander übergehen; *Dp* Ductus perilymphaticus, welcher bei *d* aus der Scala tympani entspringt und bei Dp^1 ausmündet; der horizontale Bogengang ist mit keiner besonderen Bezeichnung versehen, doch ist er leicht zu erkennen.

In den genannten Wirbeltierklassen schließt sich die 1. Schlundspalte, abweichend von den Selachiern, auch in ihrem oberen Teil.

Siehe die in einem früheren Kapitel bereits besprochenen Angaben über die strittige Frage, ob die Schlundspalten durch eine epitheliale Membran verschlossen bleiben oder vorübergehend offen sind (S. 411).

Der Verschluß wird noch dadurch ein festerer und vollkommenerer, daß auch eine Bindegewebeschicht zwischen innere und äußere Epithelplatte hineinwächst. Zu beiden Seiten derselben erhalten sich Reste der ersten Schlundspalte als mehr oder minder tiefe Buchten, eine innere, nach der Rachenhöhle zu gelegene und eine äußere, die von Wülsten des 1. und 2. Schlundbogens umfaßt wird.

Die innere Bucht, die als Canalis oder Sulcus tubo-tympanicus (pharyngo-tympanicus) bezeichnet wird, ist wie das Spritzloch zwischen Trigeminus und Acustico-facialis gelagert. Sie vergrößert sich durch die an der Rachenwand dorsalwärts absteigende Rachenrinne, ferner durch eine nach oben, außen und hinten gerichtete Aussackung. Diese schiebt sich zwischen Labyrinth und Verschlußstelle der ersten Schlundspalte hinein und stellt einen seitlich plattgedrückten Hohlraum dar, welcher jetzt als Paukenhöhle von dem röhrenförmigen Rest des Sulcus tympanicus oder der Eustachischen Ohrtrompete zu unterscheiden ist. Die Paukenhöhle ist, namentlich bei älteren Embryonen von Mensch und Säugetieren, zuerst sehr eng; ihre laterale und mediale Wand liegen daher fast unmittelbar aneinander. Es rührt dies hauptsächlich daher, daß unter der Epithelauskleidung des Mittelohrs sich ein sehr reichlich entwickeltes Gallertgewebe, das Polster, vorfindet. Es schließt zu dieser Zeit auch noch Gebilde ein, welche später gleichsam frei innerhalb der Paukenhöhle liegen, die Gehörknöchelchen und die Chorda tympani. Erst am Ende der Fötalzeit beginnt sich das Polster durch Schrumpfen des Gallertgewebes zurückzubilden. Lufthaltig wird das Mittelohr erst nach der Geburt, wo die Luft von der Tube aus eindringt. Vorher sind die engen Hohlräume mit Flüssigkeit erfüllt, die nach der Geburt resorbiert wird. Nach der Geburt entwickeln sich auch erst die Nebenhöhlen des Mittelohrs, die Cellulae mastoideae.

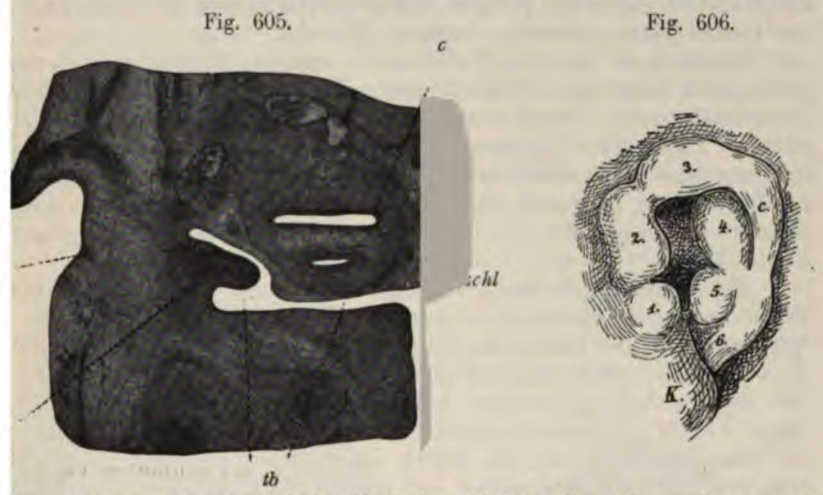
Auch das Trommelfell ist am Anfang seiner Entstehung noch dem späteren Zustand sehr unähnlich. Seine Bildungsgeschichte ist keine ganz einfache; denn es leitet sich nicht nur aus der schmalen Verschlußstelle der 1. Schlundspalte her, vielmehr beteiligen sich an ihm auch angrenzende Teile des 1. und des 2. häutigen Schlundbogens. Das embryonale Trommelfell ist daher anfangs eine dicke, bindegewebige Platte und schließt an seinen Rändern die Gehörknöchelchen, den Tensor tympani und die Chorda tympani in sich ein. Namentlich erzeugt der in ihm eingebettete Hammer mit seinem Manubrium einen in die Paukenhöhle hineinragenden Vorsprung. Spät erst erfolgt die Verdünnung des Trommelfells, gleichzeitig mit einer zunehmenden Erweiterung der Paukenhöhle. Beides wird herbeigeführt durch Schrumpfung des Gallertgewebes und durch eine damit Hand in Hand gehende Wucherung der die Paukenhöhle auskleidenden Schleimhaut. Diese schiebt sich an den Stellen, wo das Gallertgewebe schwindet, zwischen die einzelnen Gehörknöchelchen und die Chorda hinein, welche so scheinbar frei in die Paukenhöhle zu liegen kommen. In Wirklichkeit aber liegen sie außerhalb derselben. Denn sie werden noch allseitig von der gewucherten Schleimhaut überzogen und durch Schleimhautfalten (Hammer-, Amboßfalten usw.) mit der Wand der Paukenhöhle in Verbindung gesetzt in gleicher Weise, wie die in die Leibeshöhle hineingewachsenen Unterleibsorgane vom Bauchfell überzogen und durch Bauchfellfalten an den Wandungen festgehalten werden.

Mit der Verdünnung des Trommelfells geht eine Verdichtung seiner bindegewebigen Substanz einher, wodurch es zu seiner späteren

abe als schwingende Membran befähigt wird. Dabei ordnen sich Bindegewebsfasern bei ihrer Entstehung so an, daß sie von dem er Peripherie des Trommelfells entwickelten Annulus tympanicus Kap. XX) in radiären Zügen nach dem Manubrium mallei kon- ieren.

Über die Entwicklung der Gehörknöchelchen wird erst in einem ren Abschnitt, welcher die Entstehung des Skeletts zum Gegen- d hat, ausführlicher gesprochen werden. Jetzt nur noch einige te über die Bildung des äußeren Ohrs, welches sich, wie n oben bemerkt, von einer Bucht an der Außenseite der Verschluß- der 1. Schlundspalte herleitet. MOLDENHAUER hat die Bucht Hühnerembryo, HIS und SCHWALBE bei menschlichen Embryonen uer untersucht. Wie die seitliche Ansicht eines sehr jungen mensch- n Embryos (Fig. 606) lehrt, wird die 1. Schlundspalte von wulstigen

Fig. 605. Fig. 606.



605. **Horizontalschnitt durch den Kopf eines 14 Tage alten Mäuseembryos.** *schl* enhöhle; *tb* tubotympanaler Raum; *m* Anlage des Hammers; *me* Anlage des äußeren Gehörganges; *o* Ohrmuschel; *c* Schnecke. Nach R. KRAUSE.

606. **Ohranlage von einem menschlichen Embryo.** Nach HIS. Der mit *1.* be- nete Höcker liefert den Tragus; *5.* den Antitragus. Die Höcker *2.* und *3.* liefern Helix; Höcker *4.* den Anthelix. Aus dem Streifen *6.* wird das Ohrläppchen; *K* Unterkiefer.

dern umgeben, die dem 1. und dem 2. Schlundbogen angehören sich frühzeitig in sechs mit Ziffern bezeichnete Höcker gliedern. ihnen leitet sich die Ohrmuschel ab, welche demnach ein ziemlich ngreiches Gebiet des embryonalen Kopfes (die Pars auricularis) ich in Anspruch nimmt. Die Tasche zwischen den Wülsten, an deren d man auf die Trommelfellanlage stößt, wird zum äußeren Gehör- . Sie wird dadurch immer tiefer, daß sich die umgebende Gesichts- d in hohem Maße verdickt; schließlich ist sie zu einem längeren al mit teils knöchernen, teils knorpeligen Wandungen ausgewachsen. sechs oben erwähnten Höcker, welche die Öffnung des äußeren örgangs umsäumen, bilden zusammen einen plumpen Ring. Über Umwandlung zum äußeren Ohr gibt die folgende Abbildung (Fig. 606) igenden Aufschluß. Sie zeigt, daß sich aus den mit Nr. *1* und *5* ichneten Höckern der Tragus und Antitragus, aus *2* und *3* der

Helix und aus *4* der Anthelix entwickeln. Das Ohrläppchen bleibt lange Zeit klein und wird erst im 5. Monat deutlicher. Es leitet sich von dem mit der Zahl *6* versehenen Hügel ab. Am Schluß des 2. Monats sind alle wesentlichen Teile des Ohrs leicht erkennbar; vom 3. Monat an wächst der hintere und der obere Teil der Ohrmuschel mehr aus der Kopffläche heraus und gewinnt eine größere Festigkeit mit der Differenzierung des Ohrknorpels, die schon am Schluß des 2. Monats beginnt.

C. Die Entwicklung des Geruchsorgans.

Das Geruchsorgan ist ebenfalls wie Auge und Ohr eine Bildung des äußeren Keimblattes, aus welchem es sich ein wenig später als die beiden höheren Sinnesorgane entwickelt, gewöhnlich zurzeit, wo der Embryo schon ein offenes Ohrgrübchen besitzt und am Auge sich die Linsenplatte anzulegen beginnt (Peter).

Es entsteht bei allen Wirbeltieren, mit Ausnahme der Cyclostomen, gleich dem Auge und Ohr, als eine paarige Bildung. Daher denn die Systematiker die Vertebraten auch in Amphirhinen und Monorhinen oder in Paar- und Unpaarnasen eingeteilt haben. Wahrscheinlich ist indessen die Monorhinie erst nachträglich aus der Amphirhinie hervorgegangen, was man aus dem Umstand schließen kann, daß zum unpaaren Riechsack der Cyclostomen ein doppelter Nervus olfactorius herantritt.

Bei den Amphirhinen machen sich zuerst zu beiden Seiten des schon früher beschriebenen, breiten Stirnfortsatzes (Fig. 585) zwei Verdickungen des äußeren Keimblattes bemerkbar, welche His als Nasenfelder und Kupffer als Riechplakoden bezeichnet hat. Die beiden Anlagen werden bald deutlicher, indem der Boden eines jeden Feldes muldenartig einsinkt. Zu dem verdickten Epithel tritt der Riechlappen heran, der, durch Ausstülpung aus dem Hemisphärenbläschen entstanden, daselbst mit seinen Nervenfibrillen endet.

Die beiden Riechgrübchen sind auf dem Stirnfortsatz durch einen beträchtlichen Abstand voneinander getrennt; sie liegen in einiger Entfernung vom oberen Mundrand, medianwärts von den beiden Augenbechern. Im weiteren Verlauf ihrer Entwicklung, an welchem man zwei Stadien unterscheiden kann, bilden sie sich zunächst in die beiden Nasenrinnen und diese wieder in die beiden Nasenkanäle um.

Die Art und Weise, wie dies geschieht, zeigt bei den Amnioten, deren Verhältnisse hier allein genauer dargestellt werden sollen, zwei Modifikationen, die eine bei Reptilien und Vögeln, die andere bei den Säugetieren. Als Beispiel wähle ich den Verlauf beim Huhn und beim Menschen.

Beim Hühnerembryo senkt sich das Riechgrübchen in dem Stirnfortsatz, an welchem sich mittlerweile das Mesenchym reichlicher entwickelt hat, tiefer zu einem Nasensäckchen ein (Fig. 607 u. 608) und verlängert sich dabei gleichzeitig nach abwärts in eine Rinne, die bald den oberen Mundrand erreicht, und, indem sie auch diesen durchschneidet, an der Decke der Mundhöhle zur Ausmündung gelangt.

Mit ihrem unteren Ende verbindet sich die schon früher erwähnte seichte Tränenfurche, welche in schräger Richtung vom Auge herkommt. Nasengrube und Nasenfurche werden bei älteren Embryonen tiefer, indem ihre Ränder nach außen wulstartig vorspringen

l die inneren und äußeren Nasenfortsätze darstellen. Die den inneren Nasenfortsätze werden durch eine seichte, von oben :h unten verlaufende Vertiefung voneinander getrennt, stellen zunmen eine breite, später bei den höheren Wirbeltieren immer schmäler rdende Scheidewand zwischen beiden Nasensäckchen her und benzen die Mitte der Mundhöhle von oben. Die äußeren Nasenfortsätze n HIS auch die seitlichen Stirnfortsätze genannt) bilden jederseits en vorspringenden Wulst zwischen Auge und Geruchsorgan und fern das Bildungsmaterial für die seitliche Nasenwand und die Nasengel. Mit ihrem unteren Rand treffen sie auf die vorderen Enden r quergestellten Oberkieferfortsätze, von denen sie äußerlich durch Tränenrinne abgegrenzt werden. Nach 4—6 Tagen der Bebrütung chsen die drei Gesichtsfortsätze stärker nach außen hervor, verfen die Nasenrinne mehr und mehr und wandeln sie schließlich in en Kanal um, indem sich eine Verschmelzung zwischen dem inneren senfortsatz einerseits und dem äußeren Nasen- und Oberkiefertsatz andererseits ausbildet. Die Öffnungen der so entstandenen den Kanäle, die noch durch eine breite Nasenscheidewand vonander getrennt sind, heißen das äußere und das innere Nasenloch imitive Choane, primitive Gaumenspalte). Die äußeren Nasenher liegen nur wenig oberhalb des Mundrandes und beginnen sich d durch Aneinanderlagerung ihrer Epithelflächen vorübergehend ganz zu schließen. Die primitiven Choanen sind anfangs an der Decke der Mundhöhle, nur wenig vom Mundrand entfernt, gelagert und stellen zwei längliche Spalten dar.

Fig. 607.

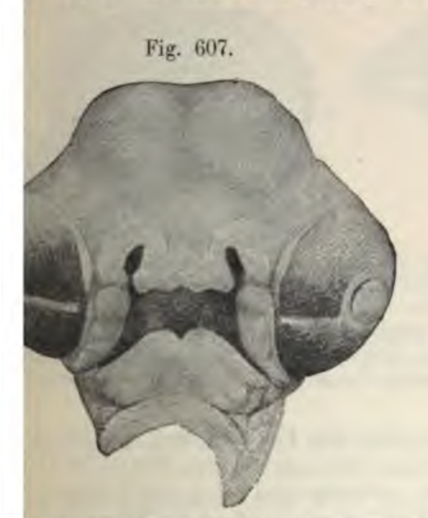
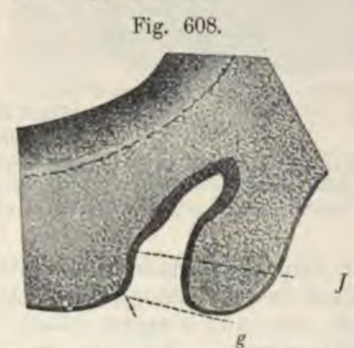


Fig. 608.



g. 607. **Kopf eines Hühnerembryos von 130 Stunden.** Nach KEIBEL. 10:1. Offene senrinne, umgeben vom inneren und äußeren Nasenfortsatze und dem Oberkieferfortsatz.

g. 608. **Schnitt durch die Nasengrube eines Hühnerembryos von 5,8 mm Kopflänge.** ach COHN. *g* Grenze zwischen innerem und äußerem Epithel; *J* JACOBSONsches Organ.

Interessante Anknüpfungspunkte an einzelne Stadien des vom uhn beschriebenen Entwicklungsganges bieten uns die verschiedenen lassen der Anamnier dar. Auf der niedersten Stufe bleiben die eruchsgrübchen bei den Teleostiern und Ganoiden stehen, bei welchen ch keine Verbindung mit der Mundhöhle herstellt. Zwar wachsen ich hier die Grübchen bei vielen Arten zu Rinnen aus, erreichen ber niemals den Mundrand. Wenn die Rinnen, was gewöhnlich ge-

schieht, in ihrer Mitte verwachsen, kommen kurze Nasenröhren mit zwei Nasenlöchern zustande, die dicht nebeneinander gelagert auf der Haut ausmünden.

Bei den Selachiern vollzieht sich zuerst die wichtige Verbindung der Riechgrübchen durch Rinnen mit der Mundhöhle, wie die untere Ansicht vom Kopf eines Torpedoembryos lehrt (Fig. 609). Das rinnenförmige Stadium bleibt hier als dauernde Einrichtung bestehen. Man findet dann tiefe, in Knorpelkapseln eingeschlossene Nasengruben, deren Schleimhaut in viele parallel gestellte Falten erhoben ist, an der unteren Fläche der zu einem Rostrum verlängerten Schnauze. Tiefe Rinnen, die von Hautfalten mit Muskeln begrenzt werden und wie durch Klappen verschlossen werden können, führen zu der vorderen Begrenzung des Mundes in einiger Entfernung von den Mundwinkeln hin. — Bei Dipneusten und Amphibien endlich verharrt das Geruchsorgan auf einem Stadium, welches dem Stadium beim Huhn entspricht, auf welchem sich die beiden Rinnen zu den Nasenröhren geschlossen haben. Ihre inneren Ausmündungen, die primitiven Choanen, behalten nun dauernd die Lage in der Nähe des Mundrandes, und zwar bei den Dipneusten noch mehr als bei den Amphibien.

Fig. 609. Fig. 610.



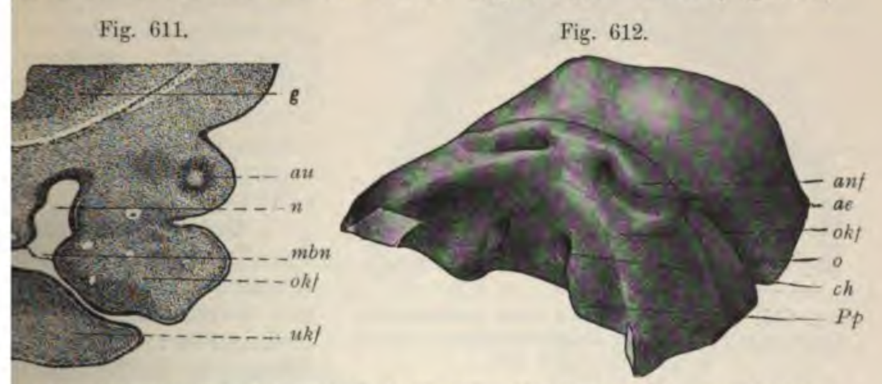
Fig. 609. **Mund- und Nasengegend eines Torpedoembryos von 44 mm Länge.** Vergrößerung 5:1. Nach KEIBEL.

Fig. 610. **Modell des Vorderkopfes eines menschlichen Embryos von 10,5 mm Länge.** 12,5 mal vergr. Nach PETER. *JR* JACOBSONsche Rinne; *anf*. *inf* äußerer und innerer Nasenfortsatz; *ok*, *uk* Oberkiefer-, Unterkieferfortsatz; *pg* Processus globularis.

In etwas modifizierter Weise geht die Entwicklung des Geruchsorgans bei den Säugetieren und beim Menschen (Fig. 610 u. 611) vor sich, wie vor einigen Jahren die gründlichen Untersuchungen von HOCHSTETTER gelehrt haben. Die Abweichung besteht hier, kurz gesagt, darin, daß sich zwischen den auf dem Stirnfortsatz gelegenen Riechgrübchen und der Mundöffnung keine offene Nasenrinne ausbildet in der Weise, wie es beim Huhn beobachtet wurde. An ihrer Statt entsteht eine in das Mesenchym einschneidende Epithelleiste, welche den inneren Nasenfortsatz von dem äußeren Nasen- und dem Oberkieferfortsatz trennt. So wenigstens glaube ich den Befund deuten zu müssen, welchen HOCHSTETTER für den Menschen mit den Worten beschreibt: „Das Epithel der Nasenhöhle steht mit dem Epithel des Mundhöhlendaches durch eine Epithellamelle in Verbindung, und die Verbindungsstelle ist am Mundhöhlendache durch eine deutliche Furche gekennzeichnet“ (1892, S. 182). Späterhin höhlt sich die Epithellamelle in ihrer Tiefe, vom Riechsäckchen beginnend, aus, so daß let

einem tiefen Blindsack wird und nach unten bis nahe ans Epithel des
ndhöhlendaches reicht, aber von ihm noch längere Zeit durch eine
t dickere, später sich immer mehr verdünnende, epitheliale Ver-
lußplatte, HOCHSTETTERS Membrana bucco-nasalis (Fig. 611 *mbn*),
rennt ist. Nach dem Mundrand zu bleibt die an Stelle der Nasen-
ne getretene Epithelmembran zu allen Zeiten geschlossen; daher
rden innerer Nasen- und Oberkieferfortsatz (Fig. 610 *inf*, *ok*), wenn
sich an der Oberfläche markieren, immer in unmittelbarer Be-
irung miteinander gefunden, während in der Tiefe hinter ihnen der
ndsack des Geruchsorgans bis zur Decke der Mundhöhle herabreicht,
durch punktierte Linien in Fig. 610 angedeutet ist. Die eigent-
le Verwachsung zwischen beiden Fortsätzen wird sich, wie ich glaube
nehmen zu dürfen, auch hier in der Art vollziehen, daß das Mesenchym-
vebe die Epithellamelle durchwächst und auflöst. Zu einem Nasen-
nal wird der Blindsack schließlich dadurch, daß die stark verdünnte
mbrana bucco-nasalis (Fig. 611 *mbn*) einreißt. Wir erhalten dann
en Befund, wie ihn das von PETER angefertigte Modell (Fig. 612)

Fig. 611. Fig. 612.



611. **Schnitt durch das orale Ende des Nasenblindsackes eines menschlichen bryos des 2. Monats.** 22,5 mal. Nach PETER. *au* Auge; *g* Gehirn; *n* Nasenhöhle; *mbn* Membrana bucconasalis; *okf*, *ukf* Oberkiefer-, Unterkieferfortsatz.

612. **Modell des Vorderkopfes eines menschlichen Embryos von 15 mm Länge.** ch PETER. *ae* äußeres Nasenloch; *ch* primitive Choane; *o* Auge; *anf* äußerer Nasenfortsatz; *okf* Oberkieferfortsatz; *Pp* Processus palatinus.

m Vorderkopf eines menschlichen Embryos von 15 mm Länge dar-
etet. Dicht über dem oberen Mundrand, an welchem noch jede Andeu-
ng von Lippenbildung fehlt, liegen die äußeren Nasenlöcher (*ae*),
eit vorn an der Decke der Mundhöhle, durch einen breiten Zwischen-
um getrennt, die primitiven Choanen (*ch*). Die Gegend zwischen und
r ihnen wird als primitiver Gaumen bezeichnet.

Das Geruchsorgan hat durch die Umbildung zu einem in die Mund-
öhle führenden Kanal, welche sich bei allen durch Lungen atmenden
irbeltieren vollzogen hat, noch eine zweite Funktion übernommen.
s ist jetzt nicht nur ein Sinnesorgan für Geruchswahrnehmung, sondern
ient gleichzeitig auch dazu, den Luftstrom in die Mund- und Rachen-
öhle und in die Lungen aus- und einzuleiten. Es ist zu einer Art respi-
atorischer Vorkammer für den Atmungsapparat geworden.
Die Übernahme dieser Nebenleistung drückt den späteren Entwicklungs-
tadien des Geruchsorgans ein bestimmtes Gepräge auf und ist bei
tigen Beurteilung derselben mit in Anschlag zu bringen; denn

die Weiterentwicklung wird vor allen Dingen durch die Tendenz beherrscht, die Oberfläche der Geruchshöhlen in einem bedeutenden Maße zu vergrößern. Die Oberflächenvergrößerung betrifft nun aber nicht die eigentliche Riechschleimhaut oder das Sinnesepithel, zu welchem der Riechnerv ausstrahlt, sondern die gewöhnliche, mit Flimmerzellen versehene Schleimhaut. Sie hängt daher auch weniger mit einer Verbesserung des Geruchssinnes zusammen als mit der Nebenleistung beim Atmungsprozeß. Durch Vergrößerung der weichen, mit Blutgefäßen reich versehenen Schleimhautflächen soll die an ihnen vorbeistreichende Luft erwärmt und von Staubteilen, die an den feuchten Flächen hängen bleiben, gereinigt werden. Man hat daher von jetzt ab am Geruchsorgan eine Regio olfactoria und eine Regio respiratoria zu unterscheiden. Die Regia olfactoria leitet sich von dem Sinnesepithel des ursprünglichen Geruchsgrübchens ab, bleibt verhältnismäßig klein, nimmt die Endausbreitung des Riechnerven auf und ist beim Menschen auf die Gegend der oberen Muschel und auf einen Teil der Nasenscheidewand beschränkt. Die Regio respiratoria bedingt die gewaltigen Dimensionen, welche das Geruchsorgan bei den höheren Wirbeltieren erlangt.

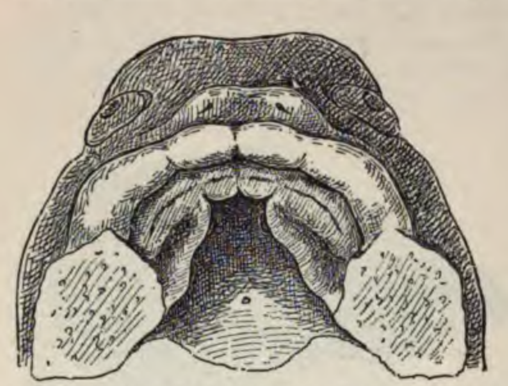


Fig. 613. **Mundhöhlendecke eines menschlichen Embryos mit Anlage der Gaumenfortsätze.** 10fach vergrößert. Nach His.

Die Vergrößerung der Oberfläche der Nasenhöhle wird durch drei verschiedene Vorgänge herbeigeführt: 1. durch die Bildung des harten und des weichen Gaumens, 2. durch die Entwicklung der Muscheln, 3. durch das Auftreten der Nebenhöhlen der Nase.

Der erste Prozeß beginnt beim Menschen gegen das Ende des 2. Monats (6.—7. Woche). Es bildet sich an der Innenfläche der Oberkieferfortsätze (Fig. 613) eine Leiste, welche in die weite, primitive Mundhöhle vorspringt und in horizontaler Richtung zu einer Platte auswächst. Nach hinten setzen sich die Gaumenleisten bis in das Gebiet des Rachens fort und bilden hier die Arcus palato-pharyngei. Linke und rechte Gaumenplatte fassen anfangs eine weite Spalte zwischen sich, durch welche hindurch man die ursprüngliche Decke der Mundhöhle und an dieser die mehr und mehr schlitzförmig werdenden inneren Nasenöffnungen erblickt, beide getrennt durch eine Substanzbrücke, welche aus dem mittleren Stirnfortsatz hervorgegangen ist und nun als Nasenscheidewand bezeichnet werden kann. Im 3. Monat verengt sich die embryonale Gaumenspalte mehr und mehr. Die horizontalen Gaumenfortsätze vergrößern sich und treffen schließlich mit ihren freien Rändern in der Medianebene unter der noch immer breiten Nasenscheidewand zusammen. Dann beginnen die genannten Teile von vorn nach hinten untereinander zu verschmelzen bis auf die zu den Arcus palato-pharyngei werdenden Abschnitte. Durch Verschmelzung aus einer paarigen Anlage ist auch die Uvula hervorgegangen.

Die Gaumenplatten verschmelzen früher untereinander als mit der unteren Fläche der Nasenscheidewand. Infolgedessen kommunizieren die beiden Nasenhöhlen noch eine Zeitlang untereinander oberhalb des Gaumens.

Einzelne Stadien der Gaumenentwicklung werden uns durch die Fig. 614—617 veranschaulicht. Fig. 614, ein Schnitt durch die Schnauze eines Schweineembryos, zeigt uns ein Stadium, auf welchem vom Oberkieferfortsatz (*of*) die Gaumenplatte (*gf*) bis dicht an den unteren Rand der Nasenscheidewand vorgedrungen ist. Mund- und Nasenhöhlen hängen noch durch die sehr engen, mit einem Stern bezeichneten Gaumenspalten zusammen.

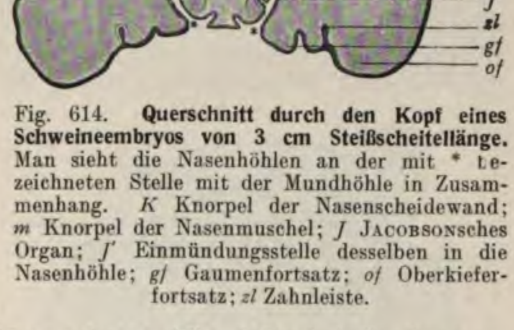


Fig. 614. **Querschnitt durch den Kopf eines Schweineembryos von 3 cm Steißscheitellänge.** Man sieht die Nasenhöhlen an der mit * bezeichneten Stelle mit der Mundhöhle in Zusammenhang. *K* Knorpel der Nasenscheidewand; *m* Knorpel der Nasenmuschel; *J* Jacobsonsches Organ; *J'* Einmündungsstelle desselben in die Nasenhöhle; *gf* Gaumenfortsatz; *of* Oberkieferfortsatz; *zl* Zahnleiste.

Auf dem Schnitt durch das Geruchsorgan eines menschlichen Embryos von 28 mm Länge (Fig. 615) sind die Gaumenplatten einander unter der Nasenscheidewand weiter entgegengewachsen.

In Fig. 616, welche wieder einer Schnittserie durch einen Schweineembryo entnommen ist, hat die Verschmelzung begonnen, indem die sich berührenden Epithelflächen zu einer kontinuierlichen Epithelmasse (*gn*) verlötet sind. Die Epithelnaht (*gn*)

Fig. 615.

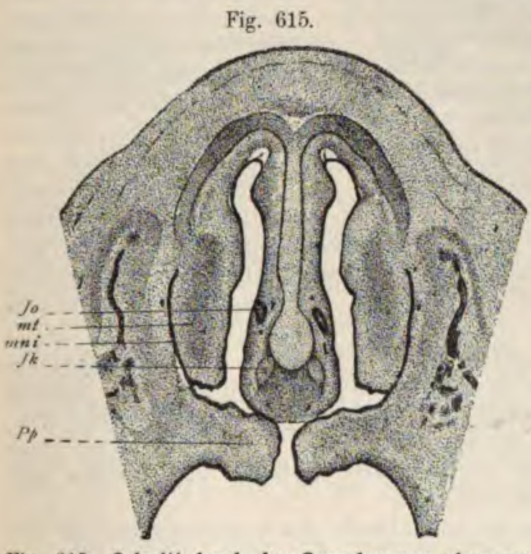


Fig. 616.



Fig. 615. **Schnitt durch das Geruchsorgan eines menschlichen Embryos von 28 mm Länge.** 20mal vergr. Nach Peter. *Jo* Jacobsonsches Organ; *Jk* Jacobsonscher Knorpel; *mni* Meatus narium inferior; *mt* maxilloturbinale; *Pp* Processus palatinus.

Fig. 616. **Querschnitt durch den Kopf eines Schweineembryos, an dem die epitheliale Gaumennaht noch gut ausgeprägt ist.** Photogr. nach einem Präparat des anat.-biol. Inst. *gn* Gaumennaht; *zl* Zahnleiste. Nach O. Hertwig.

hat auf dem Querschnitt die Form eines Y oder T. Ganz beendet ist die Verwachsung erst in der Fig. 617, in welcher die epitheliale Nahtlinie spurlos verschwunden und durch das umgebende Mesenchym gewissermaßen resorbiert ist.

Auf diese Weise ist die primitive Mundhöhle in zwei übereinander gelegene Etagen getrennt worden. Die obere Abteilung gesellt sich zum Geruchsorgan hinzu, zu dessen Vergrößerung sie beiträgt; sie wird von dem Raum, der aus dem ursprünglichen Geruchsgrübchen entstanden ist, von dem Geruchslabyrinth, als Nasenrachengang unterschieden. Dieser mündet nach hinten durch die Choanen in die Rachenhöhle. Die untere Abteilung wird zur sekundären Mundhöhle. Die Scheidewand, die sich von den Oberkieferfortsätzen aus gebildet hat, ist der Gaumen, der später, wenn die Entwicklung der Kopfknochen bemerkbar wird, sich in den harten und den weichen Gaumen scheidet. Die Grenze zwischen primärer und sekundärer Nasenhöhle entspricht beim Menschen einer Linie, die vom vorderen unteren Winkel des Keilbeines bis zur oberen Öffnung des Can. incisivus gezogen wird.

Von der eben entworfenen Darstellung weicht der Verlauf in der vordersten Gegend des Gaumens ab, wo es zur Bildung der STENSONschen Gänge kommt. Denn hier schiebt sich die Nasenscheidewand als Keil zwischen die vorderen Kanten der Gaumenplatten. Die Epithelverklebung geht auch hier im ganzen Bezirk der Berührung vor sich, wird aber bei der Durchwachsung von Mesenchym nur teilweise zerstört; denn jederseits bleibt ein Epithelstrang erhalten, der sich aushöhlt und den Nasengaumengang liefert (PETER). Zwischen der unteren Ausmündung der Nasengaumengänge entwickelt sich ein aus septalen Teilen entstandenes, papillenartiges Gebilde (die Papilla palatina).

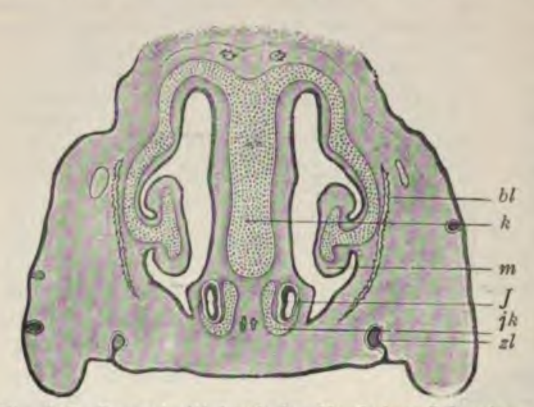


Fig. 617. **Querschnitt durch den Kopf eines Schweineembryos von 5 cm Steißscheitellänge.** *k* knorpelige Nasenscheidewand; *m* Nasenmuschel; *J* JACOBSONsches Organ mit *jk* JACOBSONschem Knorpel; *zl* Zahnleiste; *bl* Belegknochen.

Während bei den meisten Säugetieren sich der Nasengaumengang (Ductus nasopalatinus, STENSONscher Gang) offen erhält, schließt er sich beim Menschen noch während des embryonalen Lebens; doch erhält sich im Gaumenfortsatz des knöchernen Oberkiefers an der entsprechenden Stelle eine von Bindegewebe, Gefäßen und Nerven ausgefüllte Lücke, der Canalis incisivus.

Als zweites Mittel, um die Innenfläche des Geruchsorgans zu vergrößern, führte ich die Bildung der Muscheln auf.

Zuerst wird beim Menschen die untere Muschel (das Maxilloturbinale) (Fig. 615 *mt*) als ein Wulst der Seitenwand des Riechsackes angelegt. In ihn wächst dann von unten her eine Epithellamelle hinein, die sich aushöhlt und so dem unteren Nasengang die Entstehung gibt.

Erheblich später entwickelt sich die mittlere Muschel (das Ethmoturbinale I), welche sich gleichfalls von der Nasenwand durch eine von unten her einwachsende halbmondförmige Rinne abschnürt; noch später bildet sich hinter ihr die Muschel (das Ethmoturbinale II). Wegen ihrer Entwicklungsweise bezeichnet PETER die Muscheln als durch Furchen herausgeschnittene, stehengebliebene Teile der Nasenwand. Über ihre Entwicklung im einzelnen und in späterer Zeit geben ZUCKERKANDL und KILLIAN noch genauere Auskunft.

Von der knorpeligen Schädelkapsel erhalten die häutigen Anlagen, beim Menschen schon im 2. Monat, eine Stütze, welche später verknöchert. Bei manchen Säugetieren gewinnen die Muscheln eine komplizierte Gestalt, indem sich auf der ersten Falte noch zahlreiche sekundäre und tertiäre, kleinere Falten anlegen, welche sich in eigentümlicher Weise zusammenkrümmen und einrollen. Wegen dieser komplizierteren, durch die Muschelbildung hervorgerufenen Gestaltung hat das Riechsäckchen denn auch den Namen des Geruchslabyrinths erhalten.



Fig. 618. **Kopf eines Rehembryos, aus dessen Nase ein spitzer Epithelzapfen hervorragt.** Nach KEIBEL.



Fig. 619. **Seitenansicht von der Schnauze eines älteren Schafembryos, aus dessen Nase ein rundlicher Epithelknollen hervorragt.** Nach KEIBEL.

Drittens endlich vergrößert sich die Nasenschleimhaut dadurch, daß sie Aussackungen bildet und vermittels derselben teils in die Ethmoidalregion der Schädelkapsel, die auf früheren Entwicklungsstadien aus Knorpel besteht, teils in eine Anzahl Belegknochen hineinwächst. Auf diese Weise entstehen die zahlreichen kleinen Siebbeinzellen im knorpelig vorgebildeten Siebbein. Um die Mitte des 3. Monats entwickelt sich beim Menschen eine Ausstülpung im Oberkiefer zur Highmorshöhle. Nach der Geburt endlich dringen Aussackungen noch in den Keilbeinkörper und in das Stirnbein ein und erzeugen die Sinus sphenoidales und Sinus frontales. Letztere bilden zur Zeit der Pubertät erst erbsengroße Gruben im Stirnbein. Bei manchen Säugetieren findet die Vergrößerung der Nasenhöhle sogar noch weiter nach rückwärts bis in den Körper des Hinterhauptbeines statt (Sinus occipitales).

Bei Besprechung der Geruchsorgane wäre jetzt auch noch der Entstehung der äußeren Nase und des JACOBSONschen Organes zu gedenken.

Die äußere Nase entwickelt sich aus dem Stirnfortsatz und den als Nasenfortsätzen unterschiedenen Teilen (Fig. 397, 610, 613). Diese beginnen sich in der Mitte des 2. Monats aus dem Niveau ihrer Um-

gebung mehr zu erheben. Anfangs breit und plump, wird die Nase später dünner und länger und gewinnt charakteristische Formen. Die Nasenlöcher, die bei ihrer Anlage weit auseinanderstehen, rücken in der Medianebene zusammen. Während ihr Abstand, wie His durch Messungen gezeigt hat, bei einem 5 Wochen alten Embryo 1,7 mm beträgt, verringert er sich bei einem 7 Wochen alten Embryo auf 1,2 mm und bei einem noch etwas älteren auf 0,8 mm. Dementsprechend verdünnt sich der mittlere Stirnfortsatz und liefert die Nasenscheidewand.

Die äußeren Nasenlöcher werden auf längere Zeit während der Entwicklung sowohl bei den Säugetieren wie beim Menschen durch eine mächtige Wucherung des Epithels ganz zugeschlossen. Dieselbe wird beim Schaf (Fig. 619) und Reh (Fig. 618) so mächtig, daß das Epithel, wie Keibel sich ausdrückt, „aus den äußeren Nasenlöchern geradezu herausquillt". Dabei ist interessant, „daß, trotzdem im Prinzip bei Schaf und Reh die Vorgänge ganz gleich sind, sie in scheinbar ganz nebensächlichen Äußerlichkeiten typische Abweichungen zeigen. Beim Reh nämlich erscheinen die aus dem äußeren Nasenloche hervorragenden Epithelwucherungen immer als zwei zierliche, spitzige Hörnchen, beim Schaf als zwei kleine Knollen" (Keibel).

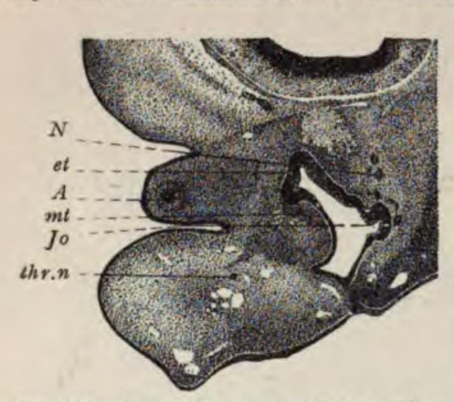


Fig. 620. **Schnitt durch die Mitte des Geruchsorganes eines menschlichen Embryos von 15 mm Länge.** Nach Peter. *A* Auge; *et* Anlage der mittleren Muschel (Ethmoturbinale I); *Jo* Jacobsonsches Organ; *mt* Anlage der unteren Muschel (Maxilloturbinale); *thr.n* Tränennasengang; *N* Nervus olfactorius.

Die Jacobsonschen Organe sind eine den Embryonen aller Amnioten zukommende Bildung, welche sich bald nach dem Auftreten des Riechfeldes als ein besonderer Teil von ihm abzweigt. An der medialen Wand der Riechgrube entwickelt sich eine kleine Ausstülpung, die später auch einen besonderen kleinen Zweig des Riechnerven erhält und vom Sinnesepithel ausgekleidet wird. Sie ist in Fig. 608 am Riechsäckchen des Huhns in erster Andeutung (*J*) zu sehen, in Fig. 620 am Riechsäckchen eines menschlichen Embryos schon deutlicher abgesetzt (*Jo*). Aus der Ausstülpung entwickelt sich weiterhin ein in der Nasenscheidewand gelegener, von vorn nach hinten verlaufender und oral blind geschlossener, feiner Schlauch. Beim menschlichen Fötus erreicht er im 6. Monat eine Länge von 1 mm. Man findet ihn etwas oberhalb des Canalis incisivus „dicht an der knorpeligen Nasenscheidewand in gerader Richtung nach hinten und ein wenig nach aufwärts ziehend, um blind geschlossen zu enden" (Schwalbe). Auch beim Erwachsenen ist er noch als Rudiment nachweisbar. Bei Säugetieren ist das Organ oft besser entwickelt und stellt einen längeren Schlauch dar, der in Fig. 617 (*J*) im Querschnitt ein größeres Lumen aufweist; es wird von einer besonderen Knorpelkapsel (Jacobsonscher Knorpel *jk*) eingehüllt und empfängt einen besonderen Ast des Riechnerven, der in einem Sinnesepithel endet, welches mit dem der Regio olfactoria übereinstimmt. Die Öffnung des Jacobsonschen Organs befindet sich bei den Nagern am Boden

der Nasenscheidewand vor dem STENSONschen Gang, beim Menschen etwas weiter nach oben; bei Wiederkäuern und Carnivoren wird sie bei der Entwicklung des Gaumens mit in den Anfang des STENSONschen Ganges eingeschlossen, der sich hier als Verbindung von Nasen- und Mundhöhle offen erhält. Auch bei menschlichen Embryonen finden sich JACOBSONsche Knorpel entwickelt, geben aber frühzeitig ihre Beziehung zum gleichnamigen Organ auf und werden dann in einiger Entfernung von ihm aufgefunden (RÖSE). Reste von ihnen kommen sogar noch im knorpeligen Nasengerüst des Erwachsenen vor (SPURGAT); es sind die Cartilagines basales septi paraseptales.

III. Die Entwicklung der Haut und ihrer Nebenorgane.

Nachdem wir mit den physiologisch wichtigeren Leistungen des äußeren Keimblattes, welche in der Hervorbringung des Nervensystems und der Sinnesorgane bestehen, bekannt geworden sind, gebe ich noch eine kurze Übersicht über die Veränderungen, welche in dem übrigen Teil, den man jetzt auch als Hornblatt bezeichnet, vor sich gehen. Das Hornblatt liefert die ganze Oberhaut oder die Epidermis des Körpers und die zahlreichen und verschiedenartigen, aus ihr sich differenzierenden Organe, wie Nägel und Haare, wie Schweiß-, Talg- und Milchdrüsen.

1. Haut.

Die Oberhaut des Menschen ist nach den Angaben KÖLLIKERS in den 2 ersten Monaten der Entwicklung sehr dünn und besteht nur aus zwei einfachen Lagen von Epithelzellen (Fig. 621 *a* u. *b*). Von diesen

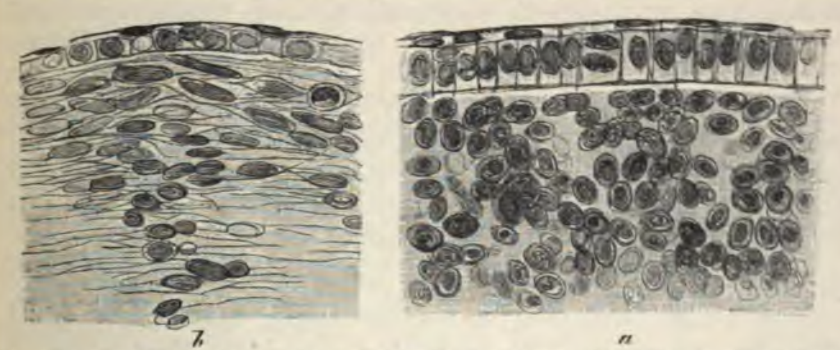


Fig. 621. **Senkrechter Durchschnitt der Haut von einem 7wöchentlichen menschlichen Embryo.** Nach VON BRUNN. *a* von der medialen Fläche der oberen Extremität; *b* von der Haut des Rückens.

zeigt die oberflächliche Lage abgeplattete, durchsichtige, verhornte, hexagonale Elemente, die tiefere Lage dagegen kleinere, protoplasmatische Zellen, so daß hierin schon eine Sonderung in eine Horn- und Keimschicht (Rete Malpighii) angedeutet ist. Nach einiger Zeit findet man die äußere Zellenschicht wie im Absterben begriffen, mit verwischten Zellenkonturen und undeutlichen Kernen, während unter ihr eine Ersatzschicht entsteht. Bei manchen Säugetieren löst sich die abgestorbene Schicht im Zusammenhang ab, besonders zur Zeit, wenn die sich ent-

wickelnden Haare nach außen durchbrechen; sie stellt dann um den ganzen Embryo eine Zeitlang eine Art von Hülle dar, welcher WELCKER den Namen **Epitrichium** gegeben hat, weil unter sie die hervorsprossenden Haare zu liegen kommen.

Bei der Nagelentwicklung werden wir später eine entsprechende Lage als Eponychium kennen lernen. Da eine ähnliche Schicht, die abstirbt und sich im Zusammenhang abstößt, auch in anderen Wirbeltierklassen, bei Vögeln, Reptilien und Amphibien, beobachtet wird, so hat W. KRAUSE in seiner zusammenfassenden Bearbeitung der Entwicklung des Integuments empfohlen, den Namen Epitrichium durch eine allgemeiner zutreffende Bezeichnung zu ersetzen und dafür das Wort „Periderm“ gewählt. Während das Periderm abgestoßen wird, hat sich unter ihm bei den Säugetieren eine neue Schicht gebildet, die wegen der Umwandlung des Protoplasma in Hornsubstanz Stratum corneum oder Hornschicht genannt wird.

Von der Mitte des embryonalen Lebens an werden beim Menschen die beiden Lagen der Oberhaut dicker; die äußerste Lage wird aus Hornschüppchen zusammengesetzt, deren Kerne sich rückbilden. Sie wird im 6. Monat vier bis sechs Lagen stark, während in dem darunter gelegenen Rete Malpighii oder der Keimschicht (Stratum germinativum) drei bis vier Zellenlagen vorhanden sind. Zu ihnen beginnt sich vom 7. Monat an eine neue Schicht als das Stratum granulosum hinzuzugesellen, charakterisiert durch Ablagerung von Körnchen aus Keratohyalin in das Protoplasma der Zellen. Eine Abschuppung findet von jetzt ab in reicherem Maße an der Oberfläche statt, während der Verlust durch den Teilungsprozeß in der Keimschicht und Umwandlung der Teilprodukte in verhornte Zellen wieder ersetzt wird. Zu den abgestoßenen Hornschüppchen gesellt sich vom 5. Embryonalmonat an das Sekret der inzwischen entwickelten Talgdrüsen. Infolgedessen häuft sich an der Oberfläche des Embryos bis zur Geburt immer mehr eine weißgelbliche, schmierige Masse, die **Fruchtschmiere** (Smegma embryonum oder Vernix caseosa), ein Gemenge von abgelösten Epidermisschüppchen und Hauttalg. Sie bildet namentlich an der Beugeseite der Gelenke, an Fußsohle, Handteller und am Kopf einen dickeren Überzug. Abgelöste Partien geraten auch in das Fruchtwasser und trüben es. Endlich können sie vom Embryo ebenso wie einzelne abgelöste Wollhaare mit dem Fruchtwasser verschluckt und so zu einem Bestandteil des im Darmkanal angehäuften Kindspechs werden.

Die Epidermis macht nur **einen** Bestandteil der Haut des Erwachsenen oder des Integuments aus; den anderen an Masse überwiegenden Teil, die **Lederhaut** oder das Corium, liefert das Zwischenblatt oder Mesenchym. Es findet hier die gleiche Erscheinung wie an anderen Häuten und Organen des Körpers statt. Die **von den primären Keimblättern abstammenden Epithellagen treten in nähere Beziehungen zu dem Mesenchym**, indem sie von ihm eine zur Stütze und Ernährung dienende, bindegewebige Grundlage erhalten. Wie sich das innere Keimblatt mit dem Zwischenblatt zur Darmschleimhaut, das epitheliale Hörbläschen mit der angrenzenden Stützsubstanz zum häutigen Labyrinth, und die epitheliale Augenblase mit der Chorioidea und Sklera zum Augapfel vereint, so verbindet sich auch hier die Epidermis mit dem Corium zur äußeren Haut (Integument).

In den ersten Monaten bildet das Corium beim Menschen eine Schicht dicht zusammenliegender, spindelförmiger Zellen und ist

eine zarte, strukturlose Grenzmembran (Basalmembran) mit glatter Fläche, wie es bei niederen Wirbeltieren dauernd der Fall ist, gegen die Oberhaut abgesetzt (Fig. 621). Im 3. Monat sondert es sich in die eigentliche Lederhaut und in das locker werdende Unterhautbindegewebe, in welchem sich auch bald einige Fetträubchen entwickeln. Diese nehmen von der Mitte der Schwangerschaft an Zahl so zu, daß bald das Unterhautbindegewebe zu einer den ganzen Körper bedeckenden Fettschicht wird. Zu dieser Zeit geht auch die glatte Kontur zwischen Ober- und Lederhaut verloren. Die Lederhaut entwickelt an ihrer Oberfläche kleine Papillen, welche in die Keimschicht hineinwachsen und den Papillarkörper der Haut (Corpus papillare) erzeugen. Die Papillen dienen teils zur Aufnahme von kapillaren Blutgefäßschlingen und vermitteln so eine bessere Ernährung der Keimschicht, teils nehmen sie die Endigungen von Tastnerven (Tastkörperchen) in sich auf und zerfallen demgemäß in Gefäß- und in Nervenpapillen (oder Gefühlswärzchen).

Eine höhere Ausbildung erlangt die Haut der Wirbeltiere infolge ähnlicher Prozesse, wie sie vom Darmkanal beschrieben worden sind. Die Epidermis vergrößert ihre Oberfläche nach außen durch Bildung von Fortsätzen, nach innen durch Einstülpungen. Indem die aus -und eingestülpten Teile dabei auch ihre histologischen Eigenschaften in mannigfaltiger Weise verändern, entsteht eine große Anzahl verschiedenartiger Organe, welche in den einzelnen Wirbeltierklassen in ungleicher Weise entwickelt sind und so in erster Linie ihr äußeres Aussehen bestimmen.

Als Fortsatzbildungen nach außen entstehen die Hautzähne und Schuppen, die Federn, Haare und Nägel. Als Einstülpungen der Oberhaut nach innen entwickeln sich die Schweiß-, Talg- und Milchdrüsen. Wir wollen mit ersteren beginnen und, um uns nicht zu weit in Einzelheiten zu verlieren, uns auf die Organe der Haut der Säugetiere beschränken.

2. Die Haare.

Die am meisten charakteristischen, epidermoidalen Bildungen der Säugetiere und des Menschen sind die Haare. Ihre gewöhnliche Entwicklungsweise ist die vom Menschen bekannte. Hier wuchert die Keimschicht am Ende des 3. oder am Anfang des 4. embryonalen Monats an einzelnen Stellen (zuerst in der Gegend der Stirne und der Augenbrauen) und bildet kleine, solide Knötchen, die Haarkeime (Fig. 622). Aus ihnen entwickeln sich durch weitere Wucherung der Epithelzellen die Haarzapfen, welche sich in schräger Richtung in die unterliegende Lederhaut hineinsenken (Fig. 623). Wenn sie sich darauf noch weiter verlängert haben, läßt sich an ihrem blinden Ende, das sich etwas verdickt, ein ähnlicher Vorgang wie bei der Entstehung der Zähne beobachten. Am Grunde des Epithelzapfens (Fig. 624) gerät die angrenzende Lederhaut in Wucherung und bildet ein zellenreiches Knötchen, das in das Epithelgewebe hineindringt und die Anlage der bindegewebigen und schon früh mit Blutgefäßschlingen versehenen Haarpapille ist (Fig. 625). Um den ganzen in die Tiefe gesenkten Haarkeim ordnen sich später die umgebenden Teile der Lederhaut immer deutlicher zu besonderen, teils longitudinal, teils zirkulär verlaufenden Faserzügen an und stellen eine besondere, mit Blutgefäßnetzen versehene, ernährende Hülle, den Haarbalg, dar.

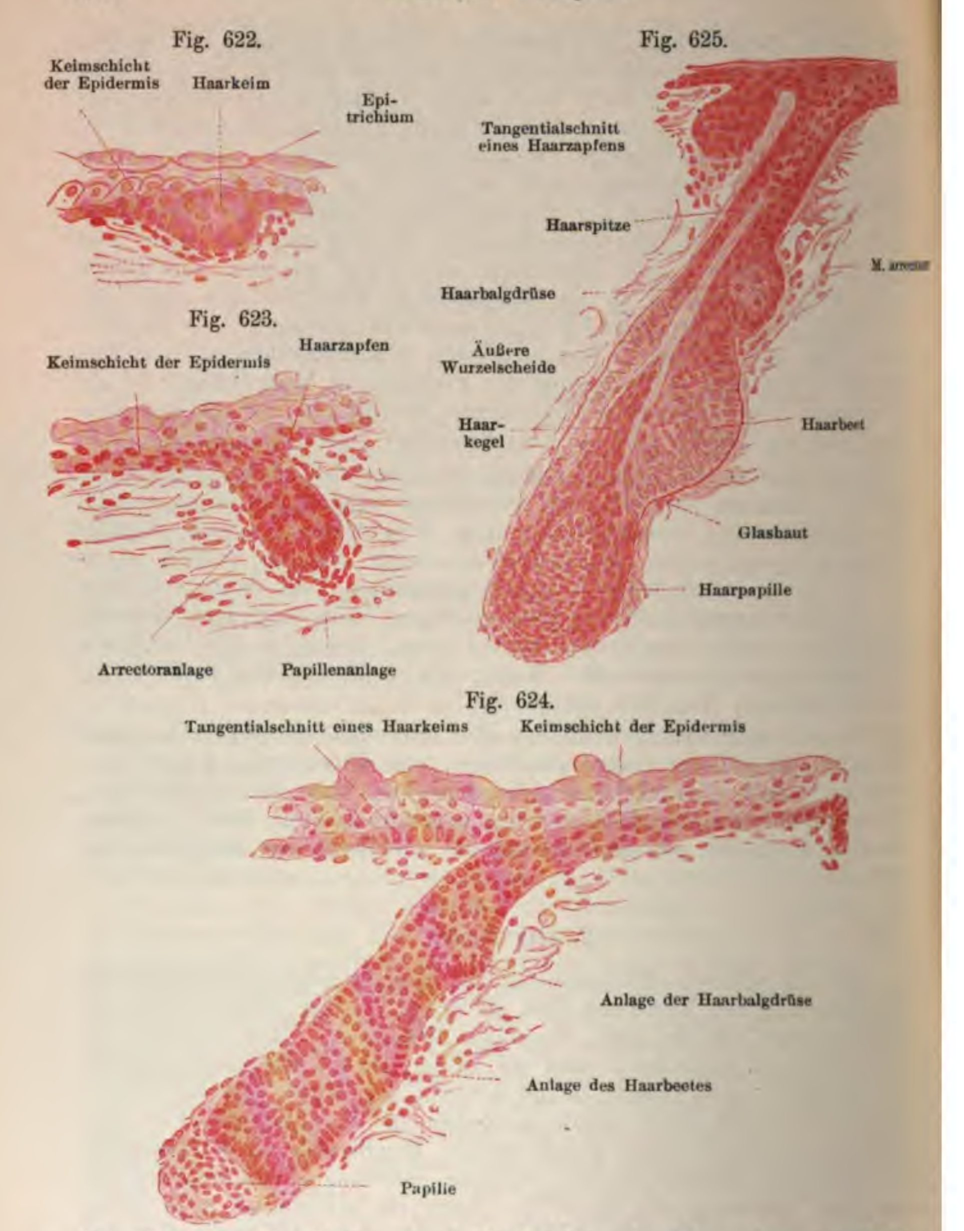


Fig. 622—625. **Vier Stadien von der Entwicklung der Haare eines menschlichen Fötus.** Nach STÖHR.

Fig. 622. **Senkrechter Schnitt durch die erste Anlage des Haarkeims in der Rückenhaut eines 5monatlichen menschlichen Fötus.** 230mal vergr. Nach STÖHR.

Fig. 623. **Senkrechter Schnitt durch ein etwas älteres Stadium eines Haarkeims in der Rückenhaut eines 5monatlichen menschlichen Fötus.** 230mal vergr. Nach STÖHR.

Fig. 624. **Längsschnitt durch einen älteren Haarzapfen, an dem sich die Haarpapille zu entwickeln beginnt, aus der Gesäßhaut eines 5monatlichen Fötus.** 230mal vergr. Nach STÖHR.

Fig. 625. **Längsschnitt durch einen Haarzapfen, in dem sich das Haar über der Papille zu differenzieren beginnt, aus der Rückenhaut eines 5½monatlichen me[illegible] Fötus.** 230mal vergr. Nach STÖHR.

Im Innern des Haarzapfens entwickelt sich darauf das Haar aus den Epithelzellen, welche die Papille überziehen. Diese vermehren sich durch häufige Teilungen und sondern sich (Fig. 625) erstens in Zellen, die von der Papille weiter entfernt sind, eine spindelige Gestalt annehmen, sich zu einem kleinen Kegel vereinen und durch Verhornung das erste Haarspitzchen liefern, und zweitens in Zellen, welche die Papille unmittelbar überziehen, protoplasmatisch bleiben und das Muttergewebe, die Haarzwiebel, darstellen, durch deren Vermittlung das Weiterwachsen der Haare geschieht. Denn von ihr aus setzen sich immer wieder neugebildete Zellen von unten an das Haarspitzchen an und tragen, indem sie verhornen, zu seiner Vergrößerung bei.

Das auf der Papille sich entwickelnde Haar liegt anfangs ganz in der Haut verborgen und wird ringsum von den Epithelzellen des Zapfens umhüllt, an dessen Grund die erste Anlage vor sich gegangen ist. Aus dieser Umhüllung leiten sich die äußere und die innere Wurzelscheide her (Fig. 625). Von ihnen besteht die äußere aus kleinen, protoplasmatischen Zellen und geht nach außen in die Keimschicht der Epidermis und am entgegengesetzten Ende in die Haarzwiebel kontinuierlich über. In der inneren Wurzelscheide nehmen die Zellen eine abgeplattete Form an und verhornen.

Infolge des von der Zwiebel ausgehenden Wachstums werden die jungen Haare allmählich nach der Oberfläche der Epidermis zu emporgehoben und beginnen beim Menschen am Ende des 5. Monats nach außen hervorzubrechen. Sie treten schon beim Embryo immer mehr über die Hautoberfläche nach außen hervor und rufen an manchen Stellen der Haut, wie namentlich am Kopf, einen ziemlich dichten Überzug hervor. Wegen ihrer geringeren Größe und ihrer Feinheit, und da sie nach der Geburt im 1. und 2. Lebensjahr ausfallen, werden sie als Wollhaar oder Lanugo bezeichnet.

Überhaupt ist jedes Haar eine vergängliche Bildung von kurz zugemessener Lebensdauer. Ihr Ausfallen beginnt schon während des embryonalen Lebens. Die ausfallenden Haare geraten dann in das Amnionwasser, und indem sie mit diesem vom Embryo verschluckt werden, machen sie einen Bestandteil des im Darmkanal sich ansammelnden Kindspechs aus. Ein stärkerer Wechsel findet beim Menschen jedoch erst nach der Geburt statt mit dem Ausfall der Wollhaare, die an manchen Stellen des Körpers durch eine kräftigere Behaarung ersetzt werden. Bei den Säugetieren zeigt das Ausfallen und die Neubildung der Haare eine gewisse Periodizität, welche von der wärmeren und kälteren Jahreszeit abhängig ist. So entwickelt sich bei ihnen ein Sommer- und ein Winterpelz. Auch beim Menschen wird der Haarwechsel, wenn auch in einer minder auffälligen Weise, von den Jahreszeiten beeinflußt.

Das Ausfallen eines Haares wird durch Veränderungen des auf der Papille aufsitzenden, als Zwiebel bezeichneten Teiles eingeleitet. Der Vermehrungprozeß der Zellen, durch welchen die Anbildung neuer Hornsubstanz geschieht, hört auf; das Haar löst sich von seinem Mutterboden ab und sieht am unteren Ende kolbenartig verdickt und wie zerfasert aus; daher wird es jetzt als Kolbenhaar bezeichnet (Fig. 626 *kh*); durch die fest anschließenden Wurzelscheiden wird es aber noch im Haarbalg gewöhnlich längere Zeit zurückgehalten, bis es gewaltsam herausgerissen oder durch das an seine Stelle tretende Ersatzhaar nach außen herausgedrängt wird.

Nach der Ansicht der meisten Forscher bildet sich das Ersatzhaar von derselben Papille aus, von welcher sich das Kolbenhaar abgelöst hat (Fig. 626 *kh*). Die durch das Emporrücken des letzteren leer gewordenen Wurzelscheiden (*w*) schließen sich zu einem Zellstrang zusammen und stellen über der alten Papille gewissermaßen einen neuen epithelialen Haarkeim dar, dessen über der Papille (*pa*) gelegene Zellen nach einiger Zeit wieder zu wuchern beginnen und eine verjüngte Haarzwiebel liefern. Durch ihre Tätigkeit entwickelt sich das Ersatzhaar in der oben für das embryonale Haar beschriebenen Weise, wächst allmählich von unten nach außen hervor und schiebt dabei das Kolbenhaar solange vor sich her, bis es ausfällt und dem neuen Gebilde Platz macht.

Fig. 626. Fig. 627.

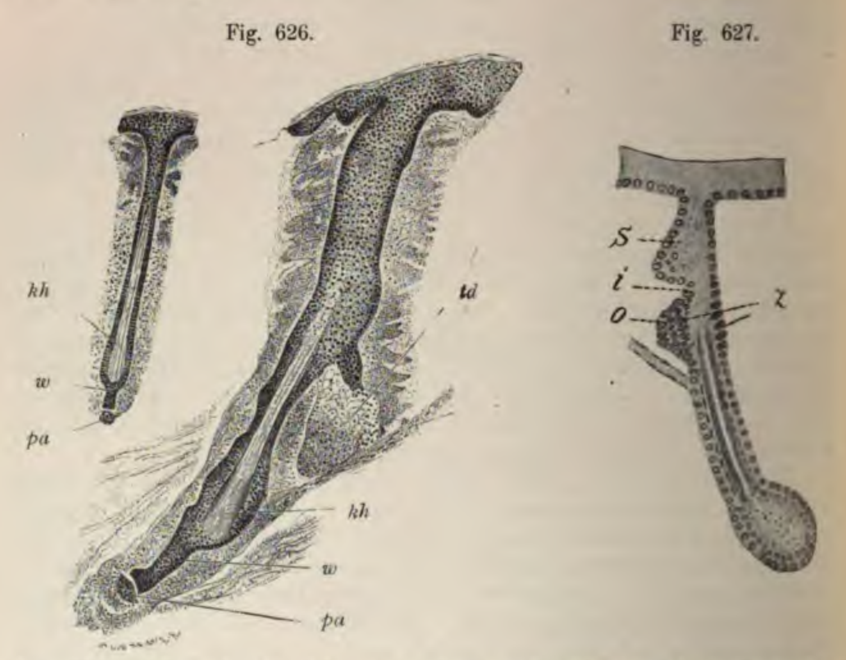


Fig. 626. **Bildung der Ersatzhaare an einem senkrechten Durchschnitt der dichtbehaarten Kopfhaut eines erwachsenen Mannes.** Nach Stöhr. 40 mal vergr. *kh* Kolbenhaar; *pa* Papille des Ersatzhaares; *td* Talgdrüse; *w* leere Wurzelscheide, den neuen Haarkeim bildend.

Fig. 627. **Haar der Gesichtshaut einer neugeborenen Ratte von 7 cm Körperlänge.** Nach Calef. *s* Anlage der Talgdrüse; *i* Einschnitt unter derselben; *o* Anlage eines akzessorischen Haares; *z* Durchschnitt der zirkulären Epithelwucherung.

Neben der Haarentwicklung von alten Anlagen aus ist noch von manchen Seiten (Götte, Kölliker) ein zweiter Bildungsmodus, den man als direkten oder primären bezeichnen könnte, beobachtet worden. Er besteht darin, daß auch nach der Geburt sich sowohl bei dem Menschen als bei den Säugetieren Haarkeime in derselben Weise wie beim Embryo direkt von der Keimschicht der Epidermis aus anlegen.

Endlich kommt auch noch ein dritter Modus vor, den man als eine Abart des zweiten ansehen könnte. Wie bei der Ratte, der Maus, dem Schwein festgestellt worden ist, entwickeln sich neue Haarkeime an der äußeren Wurzelscheide eines schon gebildeten Haares.

unterhalb der Einmündung der Talgdrüse in die Haartasche (Fig. 627). Aus dieser Bildungsweise finden die bei manchen Säugetieren vorkommenden, in kleinen Gruppen zusammengeordneten Haare ihre Erklärung.

3. Die Nägel.

Ein zweites, durch Vermehrung der Oberhaut entstehendes Organ ist der Nagel, welcher in vergleichend-anatomischer Hinsicht den Krallen- und Hufbildungen anderer Säugetiere entspricht. Schon bei 7 Wochen alten menschlichen Embryonen treten Wucherungen der Epidermis an den Enden der Finger auf, die sich durch Kürze und Dicke auszeichnen, ebenso an den Enden der Zehen, die in ihrer Entwicklung immer hinter den Fingern etwas zurück sind. Infolge der Wucherungen entstehen aus lockeren Epidermiszellen zusammengesetzte, krallenartige Ansätze, die von HENSEN als Vorläufer der Nägel oder als Urnägel beschrieben worden sind.

An etwas älteren Embryonen der 9.—12. Woche (ZANDER) ist die Epidermiswucherung durch eine ringförmige Einsenkung gegen ihre Umgebung abgegrenzt. Sie besteht nach der Lederhaut zu aus einer einfachen Lage großkerniger Zylinderzellen, welche dem Rete Malpighii entspricht, aus einer zwei- bis dreifachen Lage polygonaler Stachelzellen und einer Hornschicht.

Fig. 628. Fig. 629.

nw sh np

A

B

nw np sh

np

b sh

Fig. 628. A **Längsschnitt durch die Zehe eines Cercopithecus.** B **Längsschnitt durch den 2. Finger von Macacus ater.** Nach GEGENBAUR. *np* Nagelplatte; *sh* Sohlenhorn; *nw* Nagelwall.

Fig. 629. **Durchschnitt durch die Zehe eines Hundes.** Nach GEGENBAUR. *np* Nagelplatte; *sh* Sohlenhorn; *b* Ballen.

Den so durch eine Einsenkung und durch eine veränderte Beschaffenheit der Zellen markierten Bezirk nennt ZANDER den primären Nagelgrund und läßt ihn am Endglied einen größeren Teil des Rückens, aber auch eine kleinere, ventrale Fläche einnehmen. Er schließt hieraus, daß die Nägel des Menschen ursprünglich, wie die Krallen der Säugetiere, eine endständige Lage an den Zehen und den Fingern besessen haben und erst sekundär auf die dorsale Fläche übergewandert sind. Hieraus erklärt er die Tatsache, daß die Nagelgegend von den ventralen Fingernerven versorgt wird.

Der von ZANDER ausgesprochenen Ansicht einer endständigen Anlage der Nägel pflichtet auch GEGENBAUR bei, tritt aber seiner Annahme einer dorsalwärts vor sich gehenden Verlagerung der Nagelanlage, gestützt auf Untersuchungen von BOAS, entgegen. Er unterscheidet an der Anlage der Nägel und Krallen zwei Teile (Fig. 628), die dorsal gelegene, feste Nagelplatte (*np*) und das sich ventralwärts daran anschließende Sohlenhorn (*sh*). Von ihnen nimmt das Sohlenhorn aus der kleineren, ventralen Fläche des primären Nagelgrundes seinen

Ursprung. Bei krallen- und huftragenden Wirbeltieren findet es sich in großer Ausdehnung entwickelt (Fig. 629 *sh*); beim Menschen verkümmert es und ist nur noch in außerordentlich reduziertem Zustand als Nagelsaum nachweisbar. Darunter versteht man den saumartigen, aus einer Verdickung der Epidermis entstandenen Übergang des Nagelbettes in die leistentragende Haut der Fingerbeere. Die Nagelplatte dagegen ist von Anfang an ausschließlich ein Bildungsprodukt der dorsalen Fläche des Nagelgrundes. Es findet daher beim Menschen ebensowenig wie bei anderen Säugetieren ein Dorsalwärtswandern der endständigen Nagelanlage, sondern nur ein Verkümmern ihres ventralen Abschnittes statt, welcher das sonst besser ausgebildete Sohlenhorn liefert. Was nun die näheren Vorgänge der Entwicklung der Nagelplatte betrifft, so legt MINOT, gestützt auf Untersuchungen von BOWEN, ein besonderes Gewicht darauf, daß der Nagel einen modifizierten Teil des Stratum lucidum darstellt, der durch Verlust des darüberliegenden Periderms bloßgelegt worden ist. Schon am Anfang des 4. Monats treten in den oberflächlichsten Zellen der Keimschicht Körnchen von Keratohyalin auf und erzeugen das bekannte Stratum granulosum. Aus ihm entwickelt sich ein „Stratum lucidum", welches zuerst im distalen Teil des Nagelfeldes erscheint, sich von hier proximalwärts ausbreitet und zu allerletzt an der Nagelwurzel auftritt; auch hier geht der Bildung des Stratum lucidum eine Ablagerung von Körnchen in den beteiligten Zellen voraus. Etwa in der Mitte des 4. Monats besitzt der ganze Nagel ein Stratum lucidum" (S. MINOT). Die so entstandene Nagelplatte verdickt sich langsam durch neuen Zuwachs von ihrer unteren Fläche aus, wo sich neue Zellen unter Bildung von Keratohyalinkörnchen in Hornsubstanz umwandeln. Bei ihrer ersten Anlage ist die Nagelplatte noch von einem Periderm, welches UNNA als Eponychium besonders unterschieden hat, bedeckt. Das Eponychium geht erst im 7. Monat verloren. Doch sind schon einige Wochen vorher die Nägel, trotz ihres Überzuges, an ihrer weißen Farbe gegenüber der rötlichen oder dunkelroten Farbe der umgebenden Haut leicht erkennbar. Nach Schwund des Eponychiums wird die stärker wachsende Nagelplatte von hinten nach vorn über das Nagelbett vorgeschoben und beginnt über dasselbe vom 7. Monat an mit freiem Rande hervorzuragen.

Hiermit hat der Nagel im wesentlichen Aussehen und Beschaffenheit wie beim Erwachsenen erhalten. Bei Neugeborenen besitzt er einen über die Fingerbeere weit vorspringenden Rand, welcher, weil embryonal früher angelegt, sowohl viel dünner als auch schmäler ist als der später gebildete, auf dem Nagelbett ruhende Teil. Der Randteil wird daher nach der Geburt bald abgestoßen.

4. Die Drüsen der Haut.

Die sich durch Einstülpung anlegenden, drüsigen Bildungen des Hornblattes sind dreifacher Art: Talgdrüsen, Schweißdrüsen und Milchdrüsen. Sie alle entstehen durch Wucherungen der Keimschicht, welche sich als solide Zapfen in die Lederhaut einsenken und dann sich entweder nach dem tubulösen oder dem alveolären Typus weiter entwickeln.

Nach dem tubulösen Typus legen sich die Schweiß- und die Ohrenschmalzdrüsen an. Sie beginnen vom 5. Monat an von der Keimschicht aus in die Lederhaut einzudringen, im 7. Monat erhalten sie eine kleine Höhlung im Innern, winden sich infolge vermehrten

Längenwachstums und krümmen sich namentlich an ihrem Ende ein, womit die erste Anlage des Knäuels gegeben ist.

Die Talgdrüsen gehören dem alveolären Typus an. Sie entwickeln sich entweder direkt von der Epidermis aus, wie z. B. am roten Lippenrand, an der Vorhaut und an der Eichel des Penis, oder sie stehen in engem Zusammenhang mit den Haaren, was das gewöhnliche Verhältnis ist. In diesem Fall legen sie sich als solide Verdickungen der äußeren Wurzelscheide nahe am Ausgang der Haartasche an, noch ehe die Haare vollständig ausgebildet sind (Fig. 624, 625); zuerst besitzen sie eine Flaschenform, dann treiben sie einzelne seitliche Sprossen, die sich an ihren Enden kolbenartig erweitern. Eine Höhlung erhält die Drüse dadurch, daß die im Innern der Kanäle gelegenen Zellen verfetten, zerfallen und als Sekret nach außen entleert werden.



Fig. 630. **Durchschnitt durch die Anlage der Milchdrüse eines weiblichen menschlichen Embryos von 10 cm Länge.** Nach Huss. *df* Anlage des Drüsenfeldes; *g* kleine Grube auf demselben.

Von größerem Interesse ist die Entwicklung der Milchdrüse, welche ein umfangreicheres und mit einer wichtigen Funktion betrautes, der Klasse der Säugetiere eigentümliches Organ darstellt. Von einigen Forschern wird die Milchdrüse den Talgdrüsen (Gegenbaur), von anderen den Schweißdrüsen (Heidenhain, Sedgwik Minot) angereiht. Von den zahlreichen Arbeiten, die über sie erschienen sind, haben besonders die vergleichend-anatomischen Untersuchungen Gegenbaurs zu wertvollen Ergebnissen geführt. An die Spitze der Betrachtung stelle ich gleich den für die weitere Beurteilung der Befunde wichtigen Satz, daß jede Milchdrüse beim Menschen nicht ein einfaches Organ etwa wie eine Ohr- oder eine Unterkieferspeicheldrüse mit einem einfachen Ausführgang, sondern ein größerer Drüsenkomplex ist.



Fig. 631. **Anlage der Milchdrüse bei einem 25 cm langen menschlichen Embryo.** Nach Nagel.

Ihre erste Anlage ist beim menschlichen Embryo am Ende des 2. Monats als eine auf der linken und der rechten Brustseite erscheinende, erhebliche Verdickung der Epidermis (Fig. 630) beobachtet worden. Entstanden ist sie besonders durch eine Wucherung der Keimschicht, welche sich als halbkugeliger Höcker (*df*) in die Lederhaut eingesenkt hat. Aber auch in der Hornschicht gehen später Veränderungen vor sich, indem sich dieselbe verdickt und als Hornpfropf in die Wucherung der Keimschicht hineinragt. Gewöhnlich findet sich auf der Mitte der ganzen Epithelanlage eine kleine Grube (*g*).

Bei manchen Säugetieren, die jederseits mehrere in einer Reihe hintereinander angeordnete Milchdrüsen besitzen (Schwein, Kaninchen, Katze), bildet sich links und rechts an der Bauchfläche eine von vorn nach hinten verlaufene Epidermisleiste aus. Da sie die erste gemeinsame, epitheliale Anlage des gesamten Milchdrüsenapparates ist, aus welcher sich später die einzelnen Anlagen sondern, ist sie von OSCAR SCHULTZE als Milchlinie, von anderen Forschern als Milchleiste bezeichnet worden. Auch bei menschlichen Embryonen ist eine solche beobachtet worden.

Die beim Menschen zuerst auftretende Wucherung der Epidermis stellt nun nicht etwa die erste Anlage des Drüsenparenchyms selbst dar, wie von einigen Forschern angenommen worden ist; sie entspricht also nicht den Epithelzapfen, die sich bei der Entwicklung der Schweiß- und Talgdrüsen in die Lederhaut einsenken. Denn wie der weitere Verlauf der Entwicklung und namentlich das vergleichend-anatomische Studium lehrt, grenzt sich durch die Verdickung der Epidermis nur eine Hautstrecke frühzeitig ab, welche sich später zum Warzenhof und zur Brustwarze umgestaltet; sie ist erst der Boden, aus welchem die einzelnen, Milch liefernden Drüsen hervorsprossen. Ihr erstes Auftreten ist in Fig. 631, einem Durchschnitt durch die Anlage der Milchdrüse eines 25 cm langen menschlichen Fötus, zu sehen.

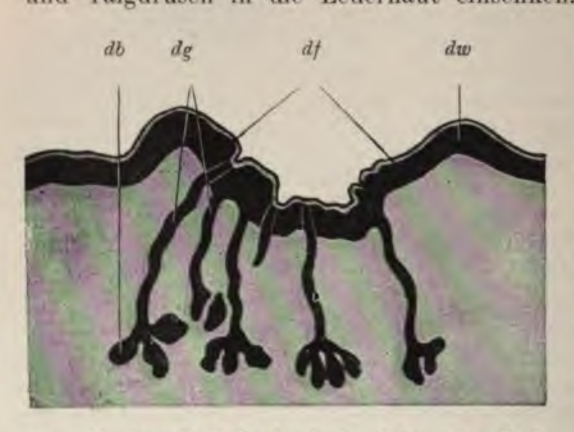


Fig. 632. **Durchschnitt durch die Anlage der Milchdrüse von einem menschlichen weiblichen Embryo von 32 cm Länge.** Nach HUSS. *df* Drüsenfeld; *dw* Drüsenwall; *dg* Drüsenausführgang; *db* Drüsenbläschen.

Bei älteren Embryonen hat sich die als linsenförmige Verdickung erscheinende Wucherung der Epidermis nach der Peripherie vergrößert und dabei abgeflacht (Fig. 632 *df*). Nach außen wird sie zugleich schärfer abgegrenzt dadurch, daß sich die Lederhaut verdickt und sich zu einem Wall (Cutiswall *dw*) nach außen erhoben hat.

Die ganze Anlage stellt mithin jetzt eine flache Einsenkung (*df*) der Haut dar, für welche der Name Drüsenfeld ein sehr passender ist. Denn auf seiner Oberfläche münden jetzt dicht nebeneinander die einzelnen Drüsensprosse (*dg*), welche schon auf dem jüngeren Stadium (Fig. 631) aus der Keimschicht der Epidermiswucherung in die Lederhaut hineingewachsen sind, in ähnlicher Weise wie an anderen Stellen aus der Epidermis die Talg- und Schweißdrüsen entstehen. Im 7. Monat sind die einzelnen Drüsen schon sehr deutlich entwickelt und strahlen von der grubenförmigen Vertiefung nach unten und seitlich aus. Bis zur Geburt nimmt ihre Zahl zu; bald bedecken sich die größeren von ihnen mit seitlichen Knospen (Fig. 632 *db*). Jeder Sproß ist die Anlage einer Milch bereitenden Drüse, die sich mit einer besonderen Mündung auf dem Drüsenfeld (*df*) öffnet; jede ist in morphologischer Hinsicht, wenn auch ihre Funktion eine andere geworden ist, mit einer Talgdrüse, resp. Schweißdrüse (s. S. 639) zu vergleichen.

Der Name Drüsenfeld ist auch darum ein recht passend gewählter, weil er an die ursprünglichen Verhältnisse der Monotremen eine Anknüpfung bietet. Bei diesen Tieren nämlich findet man nicht wie bei den höher entwickelten Säugetieren einen schärfer gesonderten, einheitlichen Milchdrüsenkomplex, sondern anstatt dessen eine etwas vertiefte, sogar mit kleinen Haaren versehene Hautstrecke, auf welcher einzelne kleine Drüsen verteilt sind, deren Sekret von den sehr unreif geborenen Jungen mit der Zunge aufgeleckt wird.

Bei den übrigen Säugetieren werden die vereinzelt auf dem Drüsenfeld ausmündenden Drüsen zu einem einheitlichen Apparat verbunden, indem sich eine Einrichtung entwickelt, die zum besseren Säugen der Jungen dient, nämlich eine Papille oder Zitze, welche alle Drüsenausführgänge in sich einschließt und vom Mund des gesäugt werdenden Tieres umfaßt wird. Beim Menschen beginnt ihre Entwicklung schon vor der Geburt (OSCAR SCHULTZE). Das vom Cutiswall umsäumte Drüsenfeld, welches längere Zeit zu einer Grube vertieft war, flacht sich zuerst ab, bis es in einem Niveau mit der benachbarten Haut liegt. Von dieser ist es infolge größeren Blutgefäßreichtums und wegen der dünneren Beschaffenheit seiner Epidermis durch eine mehr rötliche Färbung unterschieden. Dann erhebt sich während der ersten Lebensjahre die Mitte des Drüsenfeldes mit den daselbst dicht beieinander zur Ausmündung gelangenden Ausführgängen (Ductus lactiferi) mehr in die Höhe und wird, indem sich noch glatte Muskelfasern in größerer Menge in der Lederhaut anlegen, zur Brustwarze; die umgebende Hautstrecke, soweit sich an ihr keine Haarkeime anlegen, wird zum Warzenhof (Areola mammae). Im weiblichen Geschlecht gehen diese Umbildungen etwas frühzeitiger als im männlichen vor sich.

Bald nach der Geburt kommt es zu Veränderungen in dem noch spärlich ausgebildeten Drüsengewebe. Es tritt eine vorübergehende, mit größerem Blutandrang verbundene Anschwellung der Brustdrüsen ein; durch Druck auf dieselben läßt sich jetzt eine geringe Quantität milchartiger Flüssigkeit, die sogenannte Hexenmilch, auspressen. Nach KÖLLIKER hängt ihre Bildung damit zusammen, daß die ursprünglich solid angelegten Drüsengänge um diese Zeit eine Höhlung gewinnen, indem die zentral gelegenen Zellen verfetten, sich auflösen und in einer Flüssigkeit suspendiert nach außen entleert werden. Nach Untersuchungen von BARFURTH dagegen wäre die sogenannte Hexenmilch Neugeborener das Produkt einer echten, vorübergehenden Sekretion und nach ihren morphologischen wie chemischen Bestandteilen der eigentlichen Frauenmilch gleichartig.

Nach der Geburt bilden sich zwischen beiden Geschlechtern in der Beschaffenheit der Milchdrüse große Unterschiede aus. Während beim Mann das Drüsenparenchym in seiner Entwicklung stehen bleibt, beginnt es beim Weibe, besonders zurzeit der Geschlechtsreife und mehr noch nach Eintritt einer Schwangerschaft, zu wuchern. Aus den zuerst angelegten Drüsenausführgängen sprossen zahlreiche, hohle Seitenzweige hervor, die sich mit hohlen, von einem einschichtigen Zylinderepithel ausgekleideten Drüsenbläschen (Alveoli) bedeckten. Gleichzeitig entwickeln sich in dem Bindegewebe zwischen den einzelnen Drüsenläppchen reichliche Inseln von Fettzellen. Infolgedessen schwillt die Gegend, an welcher sich der Milchdrüsenkomplex angelegt hat, zu einem mehr oder minder weit nach außen hervortretenden Hügel (der Mamma) an.

NEUNZEHNTES KAPITEL.

Die Organe des Zwischenblattes oder Mesenchyms.

Schon im ersten Teil des Lehrbuchs sind die Gründe angegeben worden, welche es notwendig erscheinen lassen, außer den vier epithelialen Keimblättern noch ein besonderes Zwischenblatt oder Mesenchym zu unterscheiden. Die Unterscheidung rechtfertigt sich auch durch den weiteren Fortgang der Entwicklung. Denn alle die verschiedenen Gewebe und Organe, welche sich von dem Zwischenblatt ableiten, lassen auch später noch in vielfacher Weise ihre enge Zusammengehörigkeit erkennen. In histologischer Hinsicht faßt man ja schon lange die verschiedenen Arten der Bindesubstanzen als eine Gewebsfamilie auf.

Es wird mein Bestreben sein, die Zusammengehörigkeit der Organe des Zwischenblattes und das für sie in morphologischer Hinsicht Charakteristische mehr, als es bisher in Lehrbüchern geschehen ist, zum Ausdruck zu bringen, auch in formeller Hinsicht dadurch, daß ich sie in einem Hauptabschnitt zusammenfasse und von den Organen des inneren, mittleren und äußeren Keimblattes getrennt bespreche.

Ursprünglich ist die Aufgabe des Zwischenblattes, eine Füll- und Stützmasse zwischen den Epithelblättern zu bilden, was namentlich bei niederen Tierstämmen, wie bei den Cölenteraten, auf das deutlichste hervortritt. Daher steht es auch in seiner Ausbreitung zu diesen in enger Abhängigkeit. Wenn die Keimblätter sich nach außen in Falten erheben, dringt es zwischen die Faltenblätter als Stützlamelle mit ein; wenn die Keimblätter nach innen sich einfalten, nimmt es die sich sondernden Teile auf, wie bei den Wirbeltieren das Nervenrohr, die quergestreiften Muskelmassen, das sekretorische Drüsenparenchym, Augenbecher und Hörbläschen, und liefert ihnen eine besondere, sich ihnen anpassende Umhüllung (Hirnhäute, Perimysium, Bindesubstanz der Drüsen). Infolgedessen gestaltet sich auch das Zwischenblatt zu einem außerordentlich komplizierten Gerüst in demselben Maße um, als die Keimblätter durch Aus- und Einfaltung und Abschnürung einzelner Teile in reicherer Weise gegliedert und in die verschiedensten Organe zerlegt werden.

Die so erzeugte Form des Zwischenblattes ist sekundärer Natur; denn sie ist abhängig von der Umbildung der Keimblätter, an welche sie sich auf das engste anschließt. Außerdem aber gewinnt das Zwischenblatt bei allen höheren Organismen, vornehmlich bei den Wirbeltieren, noch durch seine eigene große Umbildungsfähigkeit einen verwickelten Bau, nämlich auf dem Wege histologischer Sonderung oder durch Gewebsmetamorphose. Auf diese Weise gibt es ein-

Reihe verschiedener Organe, den knorpeligen und den knöchernen Skeletteilen, den Faszien, Aponeurosen und Sehnen, den Blutgefäßen und Lymphdrüsen usw. den Ursprung.

Es wird daher hier am Platze sein, etwas näher auf das Prinzip der histologischen Differenzierung einzugehen und namentlich zu untersuchen, in welcher Weise es bei der Entstehung gesonderter Organe im Mesenchym beteiligt ist.

Die ursprünglichste und einfachste Form des Mesenchyms ist das Gallertgewebe. Nicht nur herrscht es bei niederen Tierstämmen allein vor, sondern es entwickelt sich auch bei allen Wirbeltieren zuerst aus den embryonalen Zellen des Zwischenblattes und ist hier der Vorläufer und die Grundlage für alle übrigen Formen der Stützsubstanz. In einer homogenen, weichen, ganz durchsichtigen Grundsubstanz, die in chemischer Hinsicht Mucin oder Schleimstoff enthält, daher in warmem Wasser und in Essigsäure nicht quillt, liegen zahlreiche Zellen in kleinen, regelmäßigen Abständen voneinander, schicken nach allen Richtungen reich verzweigte Protoplasmafortsätze aus und treten hierdurch miteinander in netzförmige Verbindung.

Das Gallertgewebe bleibt bei niederen Wirbeltieren, auch wenn sie ausgewachsen sind, an manchen Orten bestehen; bei den Säugetieren und dem Menschen schwindet es frühzeitig und wandelt sich in zwei höhere Formen der Stützsubstanz, entweder in fibrilläres Bindegewebe oder in Knorpelgewebe um. Das erstgenannte Gewebe entwickelt sich, indem Bindegewebsfasern, die aus Kollagen bestehen und beim Kochen Leim geben, von ihren Zellen, die bald zerstreut, bald dichter liegen, in die gallertige Grundsubstanz ausgeschieden werden. Anfangs spärlich vorhanden, nehmen die leimgebenden Fasern an Masse bei älteren Tieren immer mehr zu. So führen vom Gallertgewebe allmählich Übergangsformen, die als fötales oder unreifes Bindegewebe bezeichnet werden, zum reifen, fast ausschließlich aus Fasern und ihren Bildungszellen bestehenden Bindegewebe hinüber. Dieses ist einer sehr mannigfaltigen Verwendung im Organismus fähig, je nachdem seine Fasern sich in verschiedenen Richtungen regellos durchflechten oder parallel zueinander gelagert und zu besonderen Strängen und Zügen angeordnet sind. Dadurch läßt es in Verbindung mit anderen aus den Keimblättern hervorgegangenen Teilen sehr verschiedenartige Organe zustande kommen. Hier bildet es eine Grundlage für flächenartig ausgebreitete Epithellagen und erzeugt mit ihnen das aus Epidermis, Lederhaut und subkutanem Bindegewebe zusammengesetzte Integument, die verschiedenen Schleimhäute und die serösen Häute. Dort verbindet es sich mit quergestreiften Muskelmassen, ordnet sich unter ihrem Zug in parallel geordnete, straffe Faserbündel um und liefert Sehnen und Aponeurosen. Wieder an anderen Orten gestaltet es sich zu festen, bindegewebigen Blättern, die zur Trennung oder Umhüllung von Muskelmassen dienen, zu den Zwischenmuskelbändern und Muskelbinden.

Das zweite Umwandlungsprodukt des primären Mesenchyms, der Knorpel, entwickelt sich in der Weise, daß an einzelnen Stellen das embryonale Gallertgewebe durch Wucherung zellenreicher wird, und daß die Zellen Chondrin oder Knorpelgrundsubstanz zwischen sich ausscheiden. Die durch den Verknorpelungsprozeß entstandenen Teile übertreffen an Festigkeit die übrigen Arten der Stützsubstanz, das gallertige und das leimgebende Bindegewebe, in erheblicher Weise;

sie sondern sich von ihrer weicheren Umgebung schärfer ab und werden vermöge ihrer besonderen physikalischen Eigenschaften zur Übernahme besonderer Funktionen geeignet. Teils dienen die Knorpel zum Offenhalten von Kanälen (Knorpel des Kehlkopfes und des Bronchialbaums), teils zum Schutze lebenswichtiger Organe, um welche sie eine feste Hülle bilden (knorpelige Schädelkapsel, Labyrinthkapsel, Wirbelkanal usw.), teils zur Stütze von Fortsatzbildungen der Körperoberfläche (Extremitätenknorpel, Kiemenstrahlen usw.). Zugleich bieten sie feste Angriffspunkte für die in das Mesenchym eingebetteten Muskelmassen, von denen benachbarte Teile mit ihnen in festere Verbindung treten. Auf diese Weise ist durch histologische Metamorphose ein gesonderter Skelettapparat entstanden, der in demselben Maße an Komplikation zunimmt, als er mannigfachere Beziehungen zur Muskulatur gewinnt.

Knorpel- und Bindegewebe endlich sind abermals einer histologischen Metamorphose fähig, indem sich aus ihnen unter Abscheidung von Kalksalzen die letzte Form der Stützsubstanz, das Knochengewebe, entwickelt. Es gibt also Knochen, die aus einer knorpeligen, und andere, die aus einer bindegewebigen Grundlage entstanden sind. Mit ihrem Auftreten wird der Skelettapparat bei den Wirbeltieren seiner höchsten Vollendung entgegengeführt.

Wenn schon das Mesenchym durch diese Vorgänge einen außerordentlich hohen Grad von Gliederung und eine große Vielgestaltigkeit erfahren hat, so sind hiermit die histologischen Sonderungsprozesse, die sich in ihm abspielen, gleichwohl noch nicht erschöpft. Um beim Stoffwechsel des Organismus die Vermittlerrolle zu spielen und sowohl den einzelnen Organen die Nahrungssäfte zuzuführen, als auch die bei den chemischen Prozessen in den Geweben unbrauchbar gewordenen Stoffe, sowie die überschüssigen Säfte wieder wegzuleiten, sind in der gallertigen oder bindegewebigen Grundsubstanz Kanäle und Lücken entstanden, in welchen sich Blut und Lymphe fortbewegen. Aus diesen ersten Anfängen ist ein sehr zusammengesetzter Apparat von Organen hervorgegangen. Es stellen die größeren Hohlräume Arterien und Venen dar und haben eigenartig gebaute, mit glatten Muskelzellen und elastischen Fasern ausgestattete, dickere Wandungen erhalten, an denen sich drei verschiedene Schichten als Tunica intima, media und adventitia unterscheiden lassen. Ein kleiner Teil der Blutbahn, durch Reichtum an Muskelzellen besonders ausgezeichnet, ist zu einem Fortbewegungsapparat der Flüssigkeit, dem Herzen, geworden. Die in dem Flüssigkeitsstrom des Körpers kreisenden Elementarteile, Blut- und Lymphzellen, bedürfen, je komplizierter der Stoffwechsel wird, um so mehr der Erneuerung. Dies führt zur Entstehung besonderer Organe, die als Brutstätte für Lymphkörperchen dienen. Im Verlauf der Lymphgefäße und Lymphspalten finden an einzelnen Stellen im Bindegewebe besonders intensive Zellenwucherungen statt. Die bindegewebige Gerüstsubstanz nimmt hier die besondere Modifikation des retikulären oder adenoiden Gewebes an. Der sich bildende Überschuß an Zellen tritt in die vorbeifließende Lymphbahn über. Je nachdem die lymphoiden Organe einen einfacheren oder zusammengesetzteren Bau aufweisen, werden sie als solitäre und aggregierte Follikel, als Lymphknoten und Milz unterschieden.

Endlich bildet sich an sehr viel Stellen des Zwischenblattes, wie namentlich im ganzen Verlauf des Darmkanals, glattes Muskelgewebe aus.

Nach diesem kurzen Überblick über die Differenzierungsprozesse n Zwischenblatt, welche in erster Reihe histologischer Art sind, wende h mich zur speziellen Entwicklungsgeschichte der aus ihm hervoregangenen Organsysteme, des Blutgefäß- und des Skelettsystems.

Erster Abschnitt.

Die Entwicklung des Blutgefäßsystems.

Über die allererste Anlage der Blutgefäße und des Blutes wurde chon im ersten Teil des Lehrbuchs gehandelt. Es wird daher hier nsere Aufgabe sein, uns mit den speziellen Verhältnissen des Gefäßystems zu beschäftigen, mit der Entstehung des Herzens und der Hauptgefäßbahnen, mit den besonderen Formen, welche der Kreislauf n den verschiedenen Entwicklungsstadien zeigt. Ich werde hierei die ersten grundlegenden Entwicklungsprozesse und die sich anchließenden Veränderungen, aus denen sich dann der definitive Zutand herausbildet, sowohl für das Herz als das Gefäßsystem getrennt esprechen.

A. Die ersten Entwicklungszustände des Gefäßsystems.

1. Die Entwicklung des Herzens.

Das Gefäßsystem der Wirbeltiere läßt sich auf eine sehr einfache Grundform zurückführen, nämlich auf zwei Blutgefäßstämme, von denen der eine oberhalb, der andere unterhalb des Darms in der Längsrichtung des Körpers verläuft. Der dorsale Längsstamm, die Aorta, liegt in dem Ansatz des dorsalen Mesenteriums, durch welches der Darm an der Wirbelsäule befestigt ist, der andere Stamm dagegen ist in das ventrale Mesenterium eingebettet, soweit überhaupt eine solches bei den Wirbeltieren noch zur Anlage kommt; er wandelt sich fast ganz zum Herzen um. Das Herz ist daher nichts anderes als ein eigenartig entwickelter, mit besonders starken Muskelwandungen versehener Teil eines Hauptblutgefäßes.

In der ersten Anlage des Herzens sind zwei verschiedene Typen zu unterscheiden, von denen sich der eine bei den Selachiern, Ganoiden, Amphibien und Cyclostomen, der andere bei den Knochenfischen und den höheren Wirbeltieren, den Reptilien, Vögeln und Säugetieren, vorfindet.

Bei den Amphibien, welche ich als Beispiel für die Beschreibung des ersten Typus wähle, legt sich das Herz sehr weit vorn am embryonalen Körper, unterhalb des Schlunddarmes oder der Kopfdarmhöhle (Fig. 633 u. 634) an. Bis in diese Gegend dehnt sich die embryonale Leibeshöhle (*lh*) aus und erscheint auf dem Querschnitt zu beiden Seiten der Medianebene als ein enger Spalt. Beide Hälften der Leibeshöhle werden durch ein ventrales Gekröse (*vhg*) voneinander getrennt, durch welches die untere Fläche des Schlunddarmes mit der Rumpfwand verbunden ist. Untersuchen wir das ventrale Gekröse genauer, so sehen wir, daß in seiner Mitte die beiden Mittelblätter, aus denen es sich entwickelt hat, auseinander weichen und einen kleinen Hohlraum (Fig. 634 *h*), die primitive Herzhöhle, hervortreten lassen. Diese wird von einer einfachen Zellenlage umgeben, welche sich später zur inneren Herzhaut oder zum Endocard (Fig. 633 *end*) entwickelt. Nach außen da-

von sind die angrenzenden Zellen des mittleren Keimblattes verdickt; sie liefern das Material, aus welchem die Herzmuskulatur (das Myocard) und die oberflächliche Herzhaut (Pericardium viscerale) entsteht.

Oben und unten wird die Herzanlage einerseits an dem Schlunddarm (*d*), andererseits an der Rumpfwand durch den Rest des Gekröses befestigt, der sich als ein dünnes Häutchen erhält. Wir be-



Fig. 633. **Querschnitt durch die Herzgegend von einem Embryo von Salamandra maculata, bei welchem der 4. Schlundbogen angedeutet ist.** Nach RABL. *d* Darmepithel; *vm* viszerales Mittelblatt; *ep* Epidermis; *lh* vorderer Teil der Leibeshöhle (Herzbeutelbrusthöhle); *end* Endocard; *p* Pericard; *vhg* vorderes Herzgekröse (Mesocardium anterius).

zeichnen diese beiden Partien als die Aufhängebänder des Herzens, als dorsales und ventrales Herzgekröse (*hhg*, *vhg*) oder als Mesocardium posterius und anterius. Den vorderen Teil der Leibeshöhle, in welche die Herzanlage mit seinem Gekröse eingebettet ist, wollen wir schon jetzt im Hinblick auf die späteren Veränderungen, welche auf S. 665 abgehandelt werden, als den primitiven Herzbeutel bezeichnen.

Beim zweiten Typus nimmt das Herz aus zwei getrennten, weit voneinander abstehenden Hälften seine Entstehung, wie die Befunde beim Huhn und Kaninchen aufs deutlichste lehren.

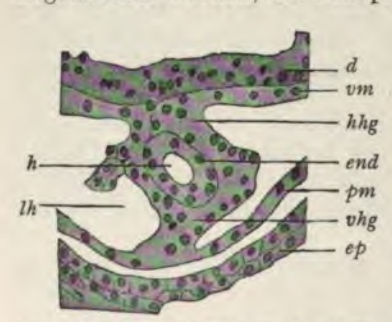


Fig. 634. **Querschnitt aus derselben Serie, von der ein Schnitt in Fig. 633 dargestellt worden ist.** Nach RABL. *d* Darmepithel; *vm*, *pm* viszerales, parietales Mittelblatt; *hhg*, *vhg* hinteres, vorderes Herzgekröse; *end* Endocard; *h* Herzhöhle; *lh* vorderer Teil der Leibeshöhle; *ep* Epidermis.

Beim Huhn lassen sich die ersten Spuren der Anlage schon frühzeitig bei Embryonen mit 4—6 Rückensegmenten nachweisen. Sie erscheinen hier zu einer Zeit, wo die verschiedenen Keimblätter noch flächenartig ausgebreitet sind, zu einer Zeit, wo erst der vordere Teil der embryonalen Anlage sich als kleiner Kopfhöcker abzusetzen beginnt und die Kopfdarmhöhle noch in der ersten Entwicklung begriffen ist. Wie schon früher hervorgehoben, entwickelt sich die Darmhöhle beim Huhn dadurch, daß sich die Darmplatten zusammenlegen und einander entgegenwachsen. Untersucht man nun die Firsten der eben in Bildung begriffenen Darmfalten näher (Fig. 635 A *df*), so bemerkt man, daß an ihnen das viszerale Mittelblatt etwas verdickt ist, sich aus größ

Zellen zusammensetzt und von dem Darmdrüsenblatt durch einen wohl mit gallertiger Grundsubstanz gefüllten Zwischenraum getrennt wird. In ihm liegen auch einige isolierte Zellen, die später eine kleine Höhle, die primitive Herzhöhle (*h*), umgrenzen. Hierbei nehmen die Zellen eine mehr endotheliale Beschaffenheit an. Während die Darmfalten einander entgegenwachsen, vergrößern sich die beiden Endothel-

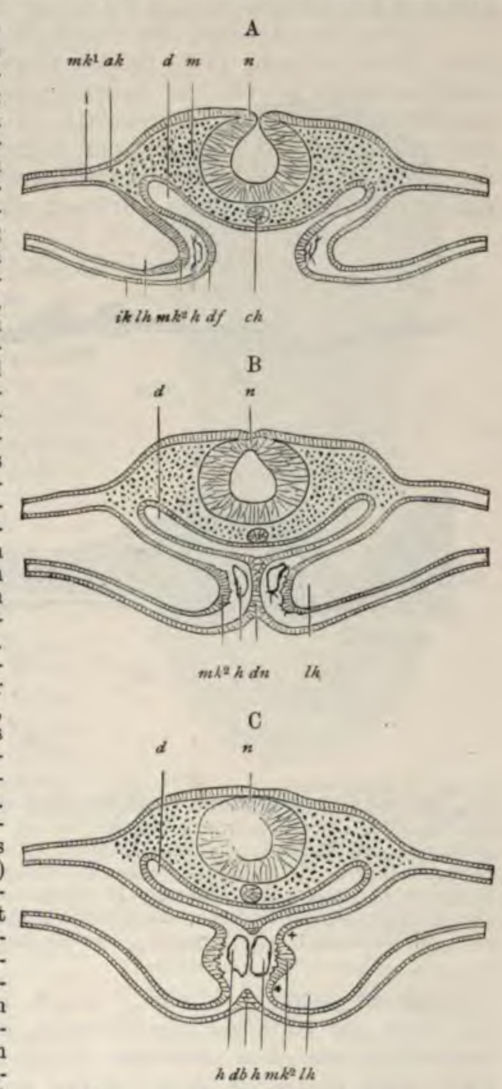


Fig. 635. **Drei Schemata, um die Bildung des Herzens beim Hühnerembyro zu erläutern.** *n* Nervenrohr; *m* Mesenchym des Kopfes; *d* Darmhöhle; *df* Falten der Darmplatte, in denen sich die Endothelsäckchen des Herzens anlegen; *h* Endothelsäckchen des Herzens; *ch* Chorda; *lh* Leibeshöhle; *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt; *mk*¹ parietales Mittelblatt; *mk*² viszerales Mittelblatt, aus dessen verdickter Stelle sich die Herzmuskulatur entwickelt; *dn* Darmnaht, in welcher die beiden Darmfalten verschmolzen sind; *db* Teil des Darmdrüsenblattes, der sich vom Epithel der Kopfdarmhöhle in der Darmnaht abgetrennt hat und dem Dotter aufliegt; † dorsales Mesocardium oder Herzgekröse; * ventrales Herzgekröse. A Das jüngste Stadium zeigt die Einfaltung der Darmplatte, infolge deren sich die Kopfdarmhöhle bildet. In den Firsten der Darmfalten haben sich zwischen innerem Keimblatt und viszeralem Mittelblatt die beiden Endothelsäckchen des Herzens angelegt. B Etwas älteres Stadium. Die beiden Darmfalten (A *df*) sind in der Darmnaht *dn* zusammengetroffen, so daß beide Endothelsäckchen des Herzens in der Medianebene unterhalb der Kopfdarmhöhle dicht zusammenliegen. C Ältestes Stadium. Der die Kopfdarmhöhle (*d*) auskleidende Teil des Darmdrüsenblattes hat sich in der Darmnaht (B *dn*) vom übrigen Teil des Darmdrüsenblattes, der dem Dotter aufliegt (*db*), abgetrennt, so daß beide Endothelsäckchen des Herzens aneinander stoßen und etwas später verschmelzen. Sie liegen in einem von den viszeralen Mittelblättern gebildeten Herzgekröse, Mesocardium, an welchem man einen oberen und unteren Teil (Mesocardium) superius † und Mesocardium inferius *) unterscheiden kann. Durch das Herzgekröse wird die primitive Leibeshöhle vorübergehend in zwei Abteilungen getrennt.

schläuche und treiben den verdickten Teil des viszeralen Mittelblattes vor sich her, so daß er einen flachen, wulstartigen Vorsprung in den angrenzenden Teil der Leibeshöhle, oder wie man auch hier sagen kann, in den primitiven Herzbeutel bildet. Dieser ist also auch wie das Herz selbst bei den Embryonen der höheren Wirbeltiere paarig angelegt und

dehnt sich nach vorn in der Embryonalanlage, gleichwie bei den Amphibien, bis zum letzten Schlundbogen aus.

Bei älteren Embryonen (Fig. 635 B) haben sich die beiden Darmfalten in der Medianebene mit ihren Firsten getroffen, wobei natürlich auch die beiden Herzschläuche mit ihrem primitiven Herzbeutel nahe aneinandergerückt sind. Es tritt dann ein Verschmelzungsprozeß zwischen den entsprechenden Teilen der beiden Darmfalten ein.

Zuerst verschmelzen die Darmdrüsenblätter untereinander. Auf diese Weise entsteht (Fig. 635 B) unter der Chorda dorsalis (*ch*) die Kopfdarmhöhle (*d*); das sie auskleidende Epithel löst sich darauf vom übrigen Teile des Darmdrüsenblatts (Fig. 635 C *db*) ab, welcher dem Dotter aufgelagert bleibt und zum Dottersack wird. Unter der Kopfdarmhöhle sind die beiden Herzschläuche nahe zusammengerückt, so daß ihre beiden Hohlräume nur noch durch ihre eigene Endothelwand

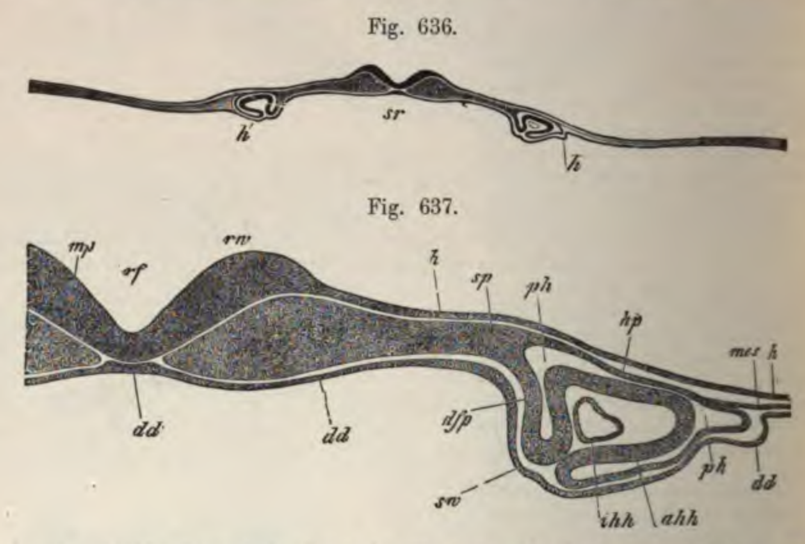


Fig. 636 und 637. **Querschnitt durch den Kopf eines Kaninchens von gleichem Alter wie Fig. 638.** Aus Kölliker. Fig. 637 ist ein Teil von Fig. 636 in stärkerer Vergrößerung. *rf* Rückenfurche; *mp* Medullarplatte; *rw* Rückenwulst; *h* äußeres Keimblatt; *dd* inneres Keimblatt; *dd'* Chordaverdickung desselben; *sp* ungeteiltes Mittelblatt; *hp* parietales; *dfp* viszerales Mittelblatt; *ph* Pericardialteil der Leibeshöhle; *ahh* Muskelwand des Herzens; *ihh* Endothelschicht des Herzens; *mes* seitliches, ungeteiltes Mittelblatt; *sw* Darmfalte, aus der sich die ventrale Schlundwand bildet.

voneinander getrennt werden. Durch Einreißen derselben geht bald aus ihnen ein einfacher Herzschlauch (*h*) hervor. Er wird nach der Leibeshöhle oder dem primitiven Herzbeutel zu vom viszeralen Mittelblatt (mk^2) überzogen, dessen Zellen sich im Bereich der Herzanlage durch größere Länge auszeichnen und das Material für die Herzmuskulatur liefern, während das innere, endotheliale Häutchen nur zum Endocard wird.

Die ganze Herzanlage liegt, wie bei den Amphibien, in einem ventralen Mesenterium, dessen oberer Teil, der vom Herzen zur Kopfdarmhöhle reicht (Fig. 635 C †), auch hier als dorsales Herzgekröse oder Mesocardium posterius, und dessen unterer ventraler Teil (*) als Mesocardium anterius bezeichnet werden kann. Dieses bildet sich

bei den Hühnerembryonen, sowie sich der Herzschlauch zu verlängern und s-förmig zu krümmen beginnt, sehr frühzeitig zurück.

Ähnliche Befunde liefern Durchschnitte durch 8 und 9 Tage alte Kaninchenembryonen. Bei ihnen sind die paarigen Anlagen des Herzens sogar noch früher und deutlicher entwickelt als beim Hühnchen, schon zu einer Zeit, wo das flächenartig ausgebreitete Darmdrüsenblatt sich noch nicht einzufalten begonnen hat. Auf dem Durchschnitt (Fig. 637) sieht man in einem kleinen Bezirk in einiger Entfernung von der Medianebene die Darmplatte von der Rumpfplatte durch einen kleinen Spaltraum (*ph*) getrennt; welcher das vordere Ende der Leibeshöhle oder der primitive Herzbeutel ist. An dieser Stelle ist das viszerale Mittelblatt (*ahh*) vom Darmdrüsenblatt (*sw*) etwas abgehoben, so daß es einen Vorsprung in die Leibeshöhle (*ph*) bedingt. Hier entwickelt sich zwischen beiden Blättern ein kleiner Hohlraum, der von einer Endothelmembran (*ihh*) umgeben ist, das primitive Herzsäckchen. Bei ihrem ersten Auftreten liegen die beiden Herzhälften sehr weit auseinander. Sie sind sowohl auf dem bei sehr geringer Vergrößerung gezeichneten Querschnitt (Fig. 636), als auch auf dem Flächenbild eines Kaninchenembryos (Fig. 638) an der mit *h* bezeichneten Stelle zu sehen. Später rücken sie in derselben Weise wie beim Hühnerembryo durch Einfaltung der Darmplatten zusammen und kommen an die untere Seite der Kopfdarmhöhle zu liegen, wo sie verschmelzen und durch ein dorsales und ein ventrales Gekröse oben und unten vorübergehend befestigt sind.

Fig. 638. **Kaninchenembryo des 9. Tages, von der Rückenseite gesehen.** Nach KÖLLIKER. 21fach vergr. Man unterscheidet die Stammzone (*stz*) und die Parietalzone (*pz*). In der ersteren haben sich 8 Paar Rückensegmente zur Seite der Chorda und des Nervenrohrs angelegt. *ap* heller Fruchthof; *rf* Rückenfurche; *vh* Vorderhirn; *ab* Augenblasen; *mh* Mittelhirn; *hh* Hinterhirn; *uw* Rückensegment; *stz* Stammzone; *pz* Parietalzone; *h* Herz; *ph* Pericardialteil der Leibeshöhle; *vd* durchschimmernder Rand der vorderen Darmpforte, *af* Amnionfalte; *vo* Vena omphalomesenterica.

Bei den eben skizzierten Entwicklungsprozessen läßt sich die Frage aufwerfen: in welchem Verhältnis die paarige und die unpaare Anlage des Herzens zueinander stehen. Hierauf ist zu erwidern, daß die unpaare Anlage des Herzens, welche sich bei den niederen Wirbeltieren vorfindet, auch als die ursprüngliche zu betrachten ist. Auf sie läßt sich die doppelte Herzbildung, so abweichend sie auch auf den ersten Blick zu sein scheint, doch in ungezwungener Weise zurückführen.

Ein einfacher Herzschlauch kann sich bei den höheren Wirbeltieren deswegen nicht entwickeln, weil zur Zeit, wo seine Bildung erfolgt,

ein Kopfdarm noch gar nicht existiert, sondern nur die Anlage dazu in dem flächenhaft ausgebreiteten Darmdrüsenblatt gegeben ist. Es sind die Teile, welche die ventrale Wand des Kopfdarmes später ausmachen, und in welchen sich das Herz entwickelt, noch in zwei Bezirke getrennt; sie liegen noch rechts und links in einiger Entfernung von der Medianebene. Da nun schon in dieser sehr frühen Zeit die Herzbildung ihren Anfang nimmt, so muß sie in den getrennten Bezirken erfolgen, welche sich beim Einfaltungsprozeß zum einfachen, ventralen Bezirk verbinden. Es müssen also zwei Gefäßhälften entstehen, die gleich den beiden Darmfalten nachträglich verschmelzen. Die paarige Anlage des Herzens wird also wie so manche andere Erscheinung in den Anfangsstadien der tierischen Entwicklung durch die reichere Ausstattung der Eizelle mit Dottermaterial verursacht.

Mag das Herz in dieser oder jener Weise entstanden sein, in beiden Fällen stellt es schließlich eine Zeitlang einen geraden, ventral vom Kopfdarm gelegenen Schlauch dar und setzt sich aus zwei ineinander gesteckten Röhren zusammen, welche durch einen größeren, wohl mit gallertiger Grundsubstanz gefüllten Zwischenraum getrennt sind. Das innere Endothelrohr wird zum Endocard, das äußere Rohr, das sich vom viszeralen Mittelblatt ableitet, liefert die Grundlage für das Myocard und das die Herzoberfläche überziehende Pericard.

Mollier faßt seine Ergebnisse über die Herzentwicklung bei den Wirbeltieren in folgenden Sätzen zusammen:

„Die Bildung des Herzens erfolgt bei den Embryonen aller Wirbeltiere in übereinstimmender Weise. Es lassen sich in der Ontogenese drei aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien erkennen, 1. das Stadium der anfänglichen soliden Zellenstränge, 2. das mesenchymatöse Stadium, und 3. das Stadium des endothelialen Rohres mit einheitlicher Lichtung. Zu Beginn des ersten Stadiums ist die Herzanlage bei allen Wirbeltieren paarig, doch erfolgt bei Anamniern noch im Laufe derselben die Verschmelzung. Bei Amnioten verschiebt sich die letztere, und zwar bei Sauropsiden in das zweite, bei Säugetieren in das dritte Stadium. Ursache davon ist die nach Form und Zeit verschieden ablaufende Abschnürung des Kopfes vom Dotter."

2. Die ersten Entwicklungszustände der großen Gefäße. Dotterkreislauf, Allantois- und Placentarkreislauf.

An beiden Enden setzt sich das Herz sowohl nach vorn als nach hinten in Blutgefäßstämme fort, die sich gleichzeitig mit ihm angelegt haben. Das vordere oder arterielle Ende des Herzschlauchs verlängert sich in ein unpaares Gefäß, den Truncus arteriosus, der noch unterhalb der Kopfdarmhöhle nach vorn verläuft. Der Truncus teilt sich in der Gegend des 1. Schlundbogens in zwei Schenkel, welche von links und von rechts her die Kopfdarmhöhle umfassen und zur Rückenfläche des Embryos im Bogen emporsteigen. Hier biegen sie um und verlaufen dann in der Längsachse des embryonalen Körpers bis zum Schwanzende nach rückwärts. Die beiden Gefäße sind die primitiven Aorten (Fig. 297 u. 315 *ao*); sie nehmen oberhalb des Darmdrüsenblatts, zu beiden Seiten der Chorda dorsalis, ihren Weg unter den Rumpfsegmenten. Sie geben seitliche Äste ab, unter denen sich bei den Amnioten die Arteriae omphalomesentericae durch bedeutendere Größe auszeichen. Diese begeben sich zum Dotter-

sack und führen das Blut aus den beiden primitiven Aorten zum größten Teil in den Gefäßhof hinein, wo es den **Dotterkreislauf** durchmacht.

Beim Hühnerembryo, dessen Verhältnisse ich der Darstellung zugrunde legen will (Fig. 639), verlassen die beiden Dotterarterien *R.Of.A*, *L.of.A* die Aorten in einiger Entfernung von ihrem Schwanzende und treten zwischen Darmdrüsenblatt und viszeralem Mittelblatt seitwärts aus der embryonalen Anlage in den hellen Fruchthof hinein, durchsetzen ihn und verteilen sich im Gefäßhof. Sie lösen sich hier in ein enges Netz von Gefäßröhren auf, die, wie ein Durchschnitt (Fig. 315)

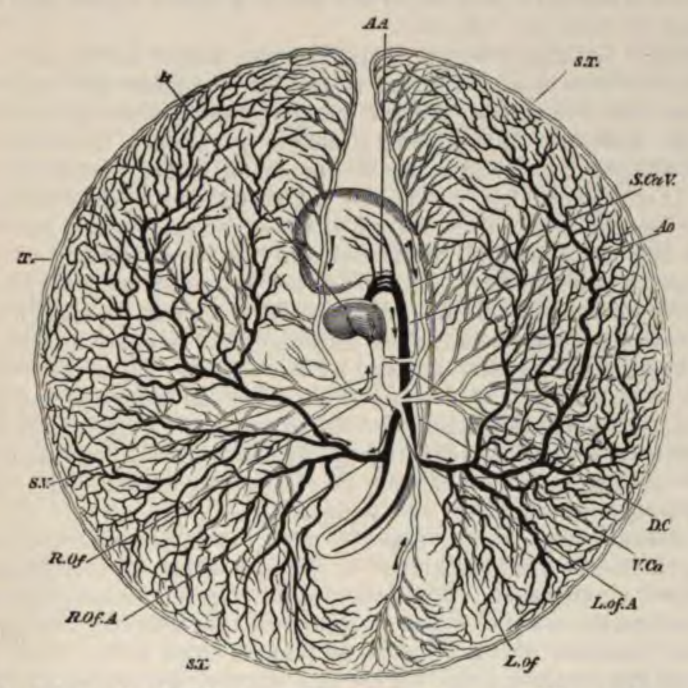


Fig. 639. **Schema des Gefäßsystems des Dottersackes vom Hühnerembryo am Ende des 3. Brüttages.** Nach BALFOUR. Die ganze Keimhaut ist vom Ei abgelöst und in der Ansicht von unten dargestellt. Daher erscheint rechts, was eigentlich links ist, und umgekehrt. Der Teil des dunklen Fruchthofes, in welchem sich das dichte Gefäßnetz gebildet hat, ist nach außen durch den Sinus terminalis scharf abgegrenzt und stellt den Gefäßhof her; nach außen von ihm liegt der Dotterhof. Die Umgebung des Embryo ist frei von einem Gefäßnetz und wird nach wie vor als heller Fruchthof unterschieden. *H* Herz; *AA* Aortenbogen; *Ao* Rückenaorta; *L.of.A.* linke; *R.Of.A* rechte Dotterarterie; *S.T* Sinus terminalis; *L.of* linke; *R.Of* rechte Dottervene; *S.V* Sinus venosus; *D.C* Ductus Cuvieri; *S.Ca.V* obere; *V.Ca* untere Cardinalvene. Die Venen sind hell gelassen; die Arterien schwarz schattiert.

zeigt, zwischen dem Darmdrüsenblatt und viszeralem Mittelblatt im Mesenchym liegen und nach außen gegen den Dotterhof durch ein größeres Randgefäß (Fig. 639 *ST*), den Sinus terminalis, scharf abgegrenzt sind. Der Sinus bildet einen überall geschlossenen Ring mit Ausnahme einer kleinen Stelle, die nach vorn und da gelegen ist, wo sich die vordere Amnionscheide entwickelt hat.

Auf dem Gefäßhof sammelt sich das Blut in mehreren größeren Venenstämmen, durch die es zum embryonalen Herzen zurückgeführt

wird. Aus dem vorderen Teile des Randsinus strömt es in die beiden **Venae vitellinae anteriores**, die zu beiden Seiten der Embryonalanlage in gerader Richtung von vorn nach hinten ziehen und aus dem Gefäßnetz auch seitliche Äste in sich aufnehmen. Aus dem hinteren Teil des Randsinus nehmen das Blut die zwei Venae vitellinae posteriores auf, von denen die auf der rechten Seite gelegene stärker ist als die linke, welche sich später mehr und mehr zurückbildet. Von der Seite kommen ebenfalls noch stärkere Sammelgefäße her, die V. vitellinae laterales. All diese Dottervenen vereinigen sich nun **in** der Mitte des embryonalen Körpers jederseits zu einem unpaaren, starken Stamm, der **Vena omphalo-mesenterica** (*R.Of* u. *L.of*), die in das hintere Ende des Herzens (*H*) eintritt.

In dem Gefäßnetz beginnt beim Hühnerembryo bereits am 1. Brüttage die **Blutbewegung** sichtbar zu werden. Zu dieser Zeit ist das Blut noch eine helle Flüssigkeit, die nur wenige geformte Bestandteile besitzt. Denn die meisten Blutkörperchen liegen jetzt noch haufenweise an den Wandungen der Röhren, wo sie die schon früher erwähnten **Blutinseln** (Fig. 314) bilden, welche das rot gesprenkelte Aussehen des Gefäßhofes veranlassen. Die **Herzkontraktionen**, durch welche das Blut in Bewegung gesetzt wird, sind am Beginn erst langsam, werden dann rascher und rascher. Ihr Mittel beträgt dann nach PREYER 130 bis 150 Schläge in der Minute. Auch ist die Frequenz von äußeren Einflüssen sehr abhängig; sie steigt bei Erhöhung der Bebrütungstemperatur und sinkt bei jeder Abkühlung, also auch, wenn das Ei zur Beobachtung geöffnet wird. Zur Zeit, wo das Herz zu pulsieren beginnt, sind in dem Myocard noch keine Muskelfibrillen nachzuweisen; es ergibt sich hieraus die interessante Tatsache, daß rein protoplasmatische, noch nicht differenzierte Zellen in regelmäßigem Rhythmus wiederkehrende, kräftige Kontraktionen auszuführen imstande sind.

Am Ende des 3. und 4. Tages ist der Dotterkreislauf beim Hühnerembryo in höchster Entwicklung; er ist noch einige geringförmige Veränderungen eingegangen. Wir finden statt eines einfachen Gefäßnetzes ein doppeltes, ein arterielles und ein venöses. Das arterielle Netz, welches das Blut von den Dotterarterien empfängt, liegt tiefer, dem Dotter mehr genähert, während das venöse sich darüber ausbreitet und an das viszerale Mittelblatt angrenzt. Die rechte Vena vitellina posterior übertrifft an Größe die linke. Das zirkulierende Blut zeichnet sich durch Reichtum an Blutkörperchen aus, indem die Blutinseln vollständig geschwunden sind.

Der Dotterkreislauf hat eine doppelte Aufgabe. Einmal dient er dazu, das Blut mit Sauerstoff zu versorgen, wozu Gelegenheit geboten ist, da sich das ganze Gefäßnetz oberflächlich ausbreitet. Zweitens dient er dazu, dem Embryo ernährende Substanzen zuzuführen. Unter dem Darmdrüsenblatt werden die Dotterelemente aufgelöst, verflüssigt und in die Blutgefäße aufgenommen; von diesen wird das Material zum Embryo geführt, wo es den in lebhafter Teilung begriffenen Zellen zur Nahrung dient. Insofern vergrößert sich der embryonale Körper auf Kosten des Dottermaterials, welches im Dottersack verflüssigt und resorbiert wird.

Mit dem Dottergefäßsystem des Huhns stimmt das der Säugetiere im allgemeinen überein und unterscheidet sich von ihm nur in einigen nebensächlichen Punkten, welche nicht besprochen zu werden verdienen. Doch drängt sich wohl die Frage auf: Welche Bedeutung

hat ein Dotterkreislauf bei den Säugetieren (Fig. 345 *ds*), bei denen das Ei nur mit wenig Dottermaterial ausgestattet ist?

Hier ist zweierlei im Auge zu behalten, erstens, daß ursprünglich wohl die Eier der Säugetiere mit einem reicheren Dottermaterial gleich den Eiern der Reptilien ausgestattet waren (vgl. S. 332), und zweitens, daß die nach dem Furchungsprozeß entstehende Keimblase sich sehr ausdehnt und daß sie in ihrem Innern mit einer sehr eiweißreichen Flüssigkeit erfüllt ist, die von den Wandungen der Gebärmutter geliefert wird. Aus ihr werden die Dottergefäße wohl ebenfalls Nahrungsstoffe aufnehmen und dem Embryo zuführen, bis für eine andere ergiebigere Ernährung durch den Mutterkuchen oder die Placenta gesorgt ist.

Außer den Dottergefäßen entsteht bei den höheren Wirbeltieren noch ein zweites Gefäßsystem, welches sich außerhalb des Embryos in den Eihäuten ausbreitet und die übrigen Gefäße des Körpers durch seine Mächtigkeit eine Zeitlang übertrifft. Es dient dem Allantoiskreislauf der Vögel und Reptilien, dem Placentarkreislauf der Säugetiere.

Wenn sich beim Hühnerembryo der Harnsack (Fig. 335) an der vorderen Wandung der Beckendarmhöhle hervorstülpt und als eine immer größer werdende Blase bald aus der Leibeshöhle heraus durch den Hautnabel in das Keimblasencölom zwischen die seröse Hülle und den Dottersack hineinwächst, dann treten auch in seiner Wand zwei Blutgefäße auf, die vom Ende der beiden primitiven Aorten hervorwachsen; die Nabelgefäße oder Arteriae umbilicales. Aus dem dichten Kapillarnetz, in welches sie sich aufgelöst haben, sammelt sich das Blut wieder in den beiden Nabelvenen (Venae umbilicales), die, am Nabel angelangt, sich zu den beiden CUVIERschen Gängen (s. S. 676) begeben und ihr Blut in dieselben nahe an ihrer Einmündung in den Venensinus ergießen. Bald verkümmert das Endstück der rechten Vene, während die linke ihre Seitenäste aufnimmt und sich in demselben Maße zu einem ansehnlicheren Stamm entwickelt. Sie verliert jetzt auch ihre ursprüngliche Einmündung in den CUVIERschen Gang, da sie mit der linken Lebervene (Vena hepatica revehens) eine Anastomose eingeht, die immer stärker wird und schließlich den ganzen Blutstrom aufnimmt. Mit der linken Lebervene zusammen mündet dann die linke Umbilicalvene am hinteren Leberrand direkt in den Venensinus ein (HOCHSTETTER).

Nabel- und Dottervene ändern während der Entwicklung ihren Durchmesser in entgegengesetzter Richtung: während der Dotterkreislauf gut ausgebildet ist, sind die Nabelvenen unscheinbare Stämmchen: später aber vergrößern sie sich mit der Zunahme des Harnsacks, während die Venae omphalo-mesentericae sich in demselben Maße zurückbilden, als der Dottersack durch Aufsaugung des Dotters kleiner wird und an Bedeutung verliert.

Was den Zweck des Umbilicalkreislaufes angeht, so dient er bei den Reptilien und den Vögeln dem Atmungsprozesse. Es schmiegt sich nämlich der Harnsack, wenn er größer geworden ist, z. B. beim Huhn, dicht der serösen Hülle an, breitet sich in der Nähe der Luftkammer und unter der Schale aus, so daß das in ihm zirkulierende Blut mit der atmosphärischen Luft in Gasaustausch treten kann. Seine Bedeutung für die Atmung im Ei verliert er erst von dem Augenblick, wo das Hühnchen mit dem Schnabel die um-

gebenden Eihüllen durchstößt und nun die in der Luftkammer enthaltene Luft direkt einatmet. Denn jetzt ändern sich die Zirkulationsverhältnisse im ganzen Körper, da mit dem Eintritt des Atmungsprozesses die Lunge ein größeres Blutquantum aufzunehmen imstande ist, was eine Verkümmerung der Nabelgefäße zur Folge hat. (Vgl. auch S. 330.)

Eine noch wichtigere Rolle spielt der Umbilical- oder Placentarkreislauf (Fig. 368 *Al*) bei den Säugetieren. Denn hier leiten die beiden Nabelarterien das Blut zu der Placenta oder dem Mutterkuchen. Nachdem sich in diesen Organen das Blut mit Sauerstoff und ernährenden Substanzen beladen hat, fließt es anfangs durch zwei, später durch eine Nabelvene zum Herzen wieder zurück (S. 684).

B. Die weitere Entwicklung des Gefäßsystems bis zum ausgebildeten Zustand.

1. Die Umwandlung des Herzschlauchs in ein gekammertes Herz.

Wie in einem vorausgegangenen Abschnitt gezeigt wurde, stellt das Herz der Wirbeltiere ursprünglich eine Zeitlang einen geraden Schlauch dar, der an seinem vorderen Ende die beiden primitiven Aortenbogen entsendet, während er am hinteren Ende die beiden Venae omphalo-mesentericae aufnimmt. Der Schlauch liegt weit vorn unmittelbar hinter dem Kopf an der ventralen Seite des Halses (Fig. 640 *h*), eingeschlossen in den primitiven Herzbeutel, welcher nichts anderes als der vorderste Abschnitt der Leibeshöhle ist, da sich zu dieser Zeit die Kopfhöhlen schon zurückgebildet haben. Das Herz wird hier befestigt durch ein Gekröse, welches nur von kurzem Bestand ist, sich vom Darm zur vorderen Halswand ausspannt und in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt oder in ein Mesocardium anterius und posterius eingeteilt wird.

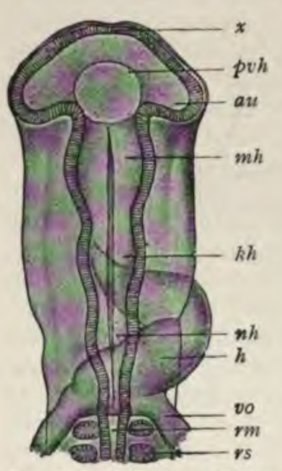


Fig. 640. **Kopf eines 58 Stunden bebrüteten Hühnerembryos von oben betrachtet.** 40 fach vergr. Nach MIHALKOVICS. Das Gehirn ist in vier Anlagen gegliedert; *pvh* primäres Vorderhirnbläschen; *mh* Mittelhirnbläschen; *hh* Kleinhirnanlage; *nh* Nachhirn; *au* Augenblase; *h* Herz (unter den letzten Hirnbläschen durchschimmernd); *vo* Vena omphalo-mesenterica; *rs* Rückensegment; *rm* Rückenmark; *x* vordere Wand, die sich zum Großhirn ausstülpt.

In der ersten Zeit der embryonalen Entwicklung zeichnet sich das Herz durch ein sehr bedeutendes, namentlich in der Längsrichtung vor sich gehendes Wachstum aus; es findet daher bald als gerader Schlauch in dem primitiven Herzbeutel keinen Platz mehr, sondern ist gezwungen, sich zu einer S-förmigen Schlinge zusammenzukrümmen (Fig. 640). Es nimmt dann am Hals eine derartige Stellung ein, daß die Krümmung des S, welche die Dottervenen empfängt, oder sagen wir kurz, der venöse Abschnitt, nach hinten und links, die andere Krümmung oder der arterielle Abschnitt, welcher die Aortenbogen abgibt, nach vorn und rechts zu liegen kommt (Fig. 641).

Während die bisher besprochenen Anfänge der Herzentwicklung bei allen Wirbeltieren im wesentlichen dieselben sind, werde ich mich in der weiteren Darstellung allein auf die Entwicklung des Herzens der Säugetiere und des Menschen beschränken, da wir hierüber durch die Untersuchungen von His, Born, Röse, Hochstetter in vortrefflicher Weise unterrichtet worden sind.

Wie die Fig. 641 u. 392 vom Menschen lehren, ändert sich die Ausgangsstellung des Herzens, indem die beiden Krümmungen des S eine andere Lage zueinander einnehmen. Der venöse Abschnitt bewegt sich kopfwärts, der arterielle dagegen mehr nach entgegengesetzter Richtung, bis beide nahezu in derselben Querschnittsebene liegen. Dabei drehen sie sich auch um die Längsachse des Embryos, und zwar rückt die venöse Schleife mehr dorsalwärts, die arterielle dagegen ventralwärts. Von vorn gesehen, decken sich beide; nur bei seitlicher Ansicht ist die S-förmige Krümmung des Herzschlauchs deutlich zu erkennen.

Durch den sich vergrößernden Herzschlauch wird der vorderste Abschnitt der Leibeshöhle schon jetzt und noch mehr auf späteren

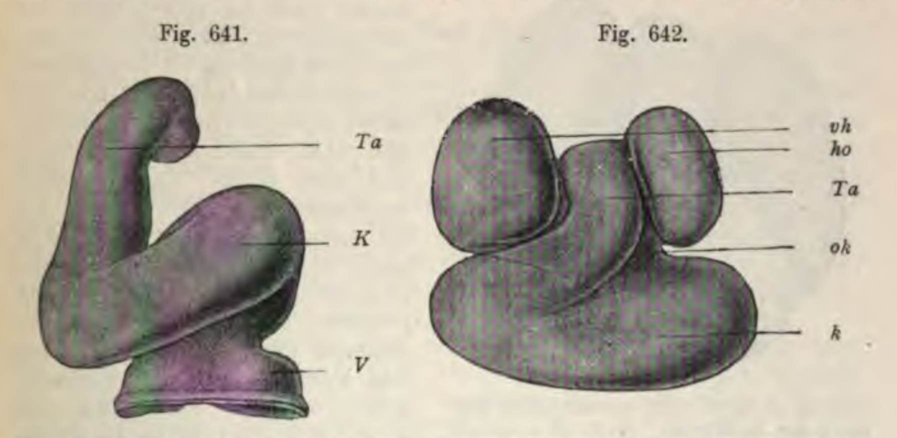


Fig. 641. **Herz eines menschlichen Embryos von 2,15 mm Körperlänge (Embryo Lg).** Nach His. *K* Kammer; *Ta* Truncus arteriosus; *V* venöses Ende des S-förmig gekrümmten Herzschlauches.

Fig. 642. **Herz eines menschlichen Embryos von 4,3 mm Nl. (Embryo Bl.).** Nach His. *k* Kammer; *Ta* Truncus arteriosus; *ok* Ohrkanal (Canalis auricularis); *vh* Vorhof mit den Herzohren *ho* (Auriculae cordis).

Stadien stark ausgedehnt und erzeugt einen weit nach außen vorspringenden, sehr dünnwandigen Höcker (Fig. 398 *h* u. 651). Da das Herz den Höcker vollständig ausfüllt, nur von der dünnen, durchscheinenden und eng anliegenden Rumpfhaut, der Membrana reuniens inferior von Rathke, überzogen, sieht es aus, als ob es zu dieser Zeit ganz außerhalb des embryonalen Körpers gelegen sei.

Nach Ablauf der Drehungen vollzieht sich am S-förmig gekrümmten Schlauch eine Sonderung in mehrere hintereinander gelegene Abteilungen (Fig. 642 u. 644). Es setzen sich der weiter gewordene venöse und der arterielle Teil durch eine tiefe Einschnürung, die Atrioventrikularfurche, gegeneinander ab und können nun als Vorhof (Atrium) (*vh*) und Kammer (Ventriculus), sowie die verengte Stelle zwischen beiden nach einer von Haller eingeführten Bezeichnung als Ohrkanal (Canalis auricularis) (*ok*) unterschieden werden. Der Vorhof gewinnt dabei

eine auffällige Gestalt, indem seine beiden Seitenwände weite Aussackungen, die **Herzohren** (*ho*) (Auriculae cordis), entwickeln; letztere wenden sich mit ihrem freien Rande, der bald auch einige Einkerbungen erhält, nach vorn und legen sich später immer mehr um den arteriellen Teil des Herzens, um den Truncus arteriosus (*Ta*) und einen Teil der Kammeroberfläche herum.

Der Ohrkanal (Fig. 644) ist eine bei Embryonen gut unterschiedene, verjüngte Stelle des Herzschlauchs. Indem sich sein Endothelrohr in sagittaler Richtung stark abplattet, bis seine Wandungen beinahe zur Berührung kommen und sich durch Wucherung zu den Endocardkissen verdicken, über welche noch genauer gehandelt werden wird (S. 659), wird die Verbindung zwischen Vorhof und Kammer zu einer engen, queren Spalte. Hier entwickeln sich später aus den Endocardkissen die **Atrioventrikularklappen**.

Die Kammeranlage stellt vorübergehend einen gekrümmten Schlauch dar (Fig. 641 u. 642 *k*), welcher aber bald seine Form verändert. Denn schon frühzeitig macht sich an seiner vorderen und hinteren Fläche eine seichte, von oben nach unten verlaufende Furche bemerkbar, der **Sulcus interventricularis** (Fig. 643 *si*), und läßt äußerlich eine linke und eine rechte Kammerhälfte unterscheiden. Die rechte ist die engere und setzt sich nach oben in den Truncus arteriosus (*Ta*) fort, dessen Anfang etwas erweitert ist und als Bulbus bezeichnet wird. Zwischen Bulbus und Kammer liegt eine nur sehr wenig verengte Stelle, die das **Fretum Halleri** heißt; sie wurde schon von älteren Anatomen unterschieden, blieb dann eine Zeitlang weniger beachtet und ist jetzt wieder von His als bemerkenswert beschrieben worden. Denn sie bezeichnet den Ort, an welchem sich später die Semilunarklappen anlegen.

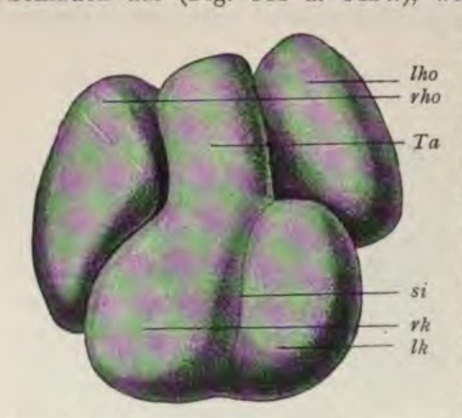


Fig. 643. **Herz eines menschlichen Embryos der 5. Woche.** Nach His. *rk, lk* rechte, linke Kammer; *si* Sulcus interventricularis; *Ta* Truncus arteriosus; *lho, rho* linkes, rechtes Herzohr.

Während der äußerlich sichtbaren Formveränderungen gehen auch in der feineren Struktur der Herzwände einige Veränderungen vor sich. Wie schon früher bemerkt, besteht die Herzanlage am Anfang aus zwei ineinander gesteckten Schläuchen, einem inneren, von platten Zellen ausgekleideten Endothelrohr und einem äußeren, aus protoplasmareichen Zellen bestehenden und vom mittleren Keimblatt abstammenden Muskelschlauch. Beide sind durch einen nicht unansehnlichen Raum, der wahrscheinlich mit gallertiger Zwischensubstanz gefüllt ist, vollständig voneinander getrennt.

Das **Endothelrohr** stellt im allgemeinen ein ziemlich naturgetreues Abbild des Muskelschlauches dar, doch so, daß an ihm die engeren und die weiteren Abschnitte schärfer voneinander abgesetzt sind: „es verhält sich seiner Form nach zum Gesamtherzen, als ob es ein stark geschrumpfter, innerer Ausguß desselben wäre“ (His).

Am Muskelschlauch lassen sich schon zu der Zeit, wo die S-förmige Krümmung eingetreten ist, deutliche Züge von Muskelfibrillen erkennen. Auf späteren Stadien machen sich in der Entwicklung Unterschiede zwischen Vorhof und Kammer bemerkbar. Am Vorhof verdickt sich die Muskelwand gleichmäßig zu einer kompakten Platte, welcher sich das Endothelrohr unmittelbar von innen anlegt. An der Kammer dagegen findet gleichsam eine Auflockerung der Muskelwand statt. Es bilden sich zahlreiche, kleine Balken von Muskelzellen, welche in den oben erwähnten Zwischenraum zwischen den beiden Schläuchen vorspringen und sich untereinander zu einem großmaschigen Netzwerk vereinigen (Fig. 647 A). Bald legt sich das Endothelrohr des Herzens, indem es Aussackungen nach außen treibt, den Muskelbalken innig an und umgibt jeden einzelnen mit einer besonderen Hülle (His). So entstehen in der schwammförmig gewordenen Wand der Kammer zahlreiche, von Endothel ausgekleidete Spalträume, welche nach der Oberfläche des Herzens abgeschlossen sind, aber mit dem zentralen Binnenraum, kommunizieren und wie dieser den Blutstrom in sich aufnehmen.

Das embryonale Herz des Menschen und der Säugetiere gleicht in seiner ersten Beschaffenheit, wie sie bisher beschrieben worden ist, dem Herzen der niedrigsten Wirbeltiere, der Fische. Hier wie dort besteht es aus einer das Venenblut aus dem Körper aufnehmenden Abteilung, dem Vorhof, und aus einem das Blut in die arteriellen Gefäße hineintreibenden Abschnitt, der Kammer. Dem Zustand des Herzens entsprechend ist bei Embryonen dieses Stadiums und bei den Fischen der ganze Blutkreislauf noch ein einfacher, ein einheitlicher. Dies ändert sich mit der Entwicklung der Lungen, mit deren Auftreten eine Verdoppelung des Herzens und des Blutkreislaufes angebahnt wird.

Das Zustandekommen einer derartigen Veränderung erklärt sich aus dem Lageverhältnis der beiden Lungen zu dem Herzen. Die Lungen nämlich entstehen in nächster Nähe des Herzens durch Ausstülpung aus dem Vorderdarm (Fig. 651 *lg*). Sie empfangen daher auch ihr Blut aus einem dem Herzen ganz nahe gelegenen Arterienstamm, aus dem letzten, vom Truncus arteriosus sich abzweigenden Aortenbogen; desgleichen geben sie das Lungenvenenblut direkt wieder an das Herz zurück, und zwar durch kurze Stämme, die Lungenvenen, welche links von den großen Venenstämmen, ursprünglich zu einem einzigen Sammelgefäß vereint (Born, Röse), in den Vorhof einmünden. Somit gelangt das unmittelbar aus dem Herzen in die Lungen strömende Blut auch unmittelbar wieder zum Herzen zurück. Hierin ist die Vorbedingung für einen doppelten Kreislauf gegeben. Er wird in die Erscheinung treten, wenn sich der Lungen- und der Körperblutstrom auf der kurzen Strecke der Gefäßbahn, welche beide gemeinsam durchlaufen (Vorhof, Kammer und Truncus arteriosus), durch Scheidewände voneinander absetzen.

Der Trennungsprozeß beginnt im Wirbeltierstamm bei den Dipneusten und Amphibien, bei welchen die Lungenatmung zum ersten Male eintritt und die Kiemenatmung verdrängt; bei den amnioten Wirbeltieren vollzieht er sich frühzeitig während ihrer embryonalen Entwicklung. Wir haben daher jetzt weiter zu verfolgen, in welcher Weise sich bei den Säugetieren und speziell beim Menschen nach den

neueren Untersuchungen von His, Born und Röse die Scheidewände bilden, wie Vorhof und Kammer in getrennte linke und rechte Abteilungen und der Truncus arteriosus in Arteria pulmonalis und Aorta zerlegt werden und wie auf diesem Wege das Herz seiner definitiven Gestalt entgegengeführt wird.

Die Scheidewände entstehen in jeder der drei genannten Abteilungen des Herzens getrennt für sich.

Fassen wir zuerst den Vorhof ins Auge, der eine Zeitlang den größten und weitesten Abschnitt des Herzschlauchs darstellt (Fig. 644). An ihm macht sich schon in der 4. Woche beim Menschen eine Sonderung in eine linke und eine rechte Hälfte (*lv* und *rv*) bemerbkar, indem an seiner hinteren und oberen Wand sich ein Vorsprung in senkrechter Richtung bildet, die erste Andeutung der Vorhofsscheidewand (*vs*) oder des Septum atriorum.

Beide Hälften unterscheiden sich jetzt schon dadurch, daß sie verschiedene Venenstämme aufnehmen. In die rechte Abteilung ergießen die Dotter- und Nabelvenen, sowie die erst später zu besprechenden Cuvierschen Gänge ihr Blut, aber nicht direkt und durch einzelne besondere Öffnungen, sondern nachdem sie sich zuvor in der Nähe des Herzens untereinander zu einem großen venösen Sinus (*sr*) (dem Sinus venosus oder Sinus reuniens) verbunden haben. Derselbe liegt dem Vorhof unmittelbar an und kommuniziert mit ihm durch eine in der hinteren Wand gelegene, weite Öffnung. Zur linken und rechten Seite von ihr bilden sich zwei Falten des Endocards, die beiden großen Sinusklappen (Fig. 644*), und vereinigen sich bald nach ihrer Entstehung mit dem Septum spurium von His, welches dem bei den Sauropsiden beobachteten Spannmuskel der Sinusklappen entspricht (Hochstetter). Dadurch, daß die beiden Sinusklappen sich vergrößern und weiter von der Wand vorspringen, nimmt die Sinusmündung mehr eine Spaltform an.

In die linke Abteilung mündet nahe der Vorhofsscheidewand nur ein kleines Gefäß, das in schräger Richtung die Herzmuskulatur durchsetzt; es ist die oben erwähnte unpaare Lungenvene, die gleich außerhalb des Vorhofs aus vier Ästen entsteht, von denen je zwei von einem der in Anlage begriffenen Lungenflügel herkommen.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung wächst nun die Vorhofsscheidewand allmählich von oben nach unten herab, bis sie die Mitte des Ohrkanals trifft (Fig. 645 *si*). Auf diese Weise würden schon früh zwei völlig abgetrennte Vorhöfe zustande kommen, wenn sich nicht im oberen Teil der Scheidewand, noch während sie nach unten herabwächst, eine Öffnung gebildet hätte, das spätere Foramen ovale, welches bis zur Zeit der Geburt zwischen beiden Abteilungen eine Verbindung herstellt (Fig. 645). Die Öffnung ist entweder dadurch entstanden, daß sich das Septum atriorum in einem Bezirk verdünnt hat und eingerissen ist, oder dadurch, daß es an dieser Stelle von Anfang an überhaupt unvollständig gewesen ist, wie es denn beim Hühnerembryo z. B. von mehreren, kleinen Löchern durchbohrt ist. Später weitet sich dann das Foramen ovale noch mehr aus, indem es sich den jeweiligen Zirkulationsbedingungen anpaßt.

Das Herabwachsen der Vorhofsscheidewand hat noch zur unmittelbaren Folge die Trennung des Ohrkanals in die linke und die rechte Atrioventrikularöffnung (vgl. Fig. 644 *ok* mit 645). Der Ohrkanal erfährt nämlich auch bald nach seiner Entstehu

außen als von innen eingreifende Veränderungen. Anfangs von außen sichtbar (Fig. 644 *ok*), entzieht er sich später der Wahrnehmung (Fig. 645), indem er von der Kammer, welche sich nach oben stärker ausweitet und infolge einer mächtigen Wucherung ihrer Muskulatur erheblich dickere Wandungen erhält, gewissermaßen rings umwachsen und dadurch in ihre Wand mit aufgenommen wird. Die Öffnung des Ohrkanals in die Kammer oder das Foramen atrioventriculare commune (Fig. 646 A, *F.av.c*) stellt jetzt einen von links nach rechts verlaufenden Spalt dar, der beiderseits von zwei wulstigen Lippen, den Endocardkissen (*o.ek* und *u.ek*) (Atrioventrikularlippen LINDES oder Endothelkissen SCHMIDTS), begrenzt wird. Die Wülste sind aus einer Wucherung der Endocards hervorgegangen und bestehen aus einer gallertigen Bindesubstanz und einem Endothelüberzug. Mit ihnen verschmilzt

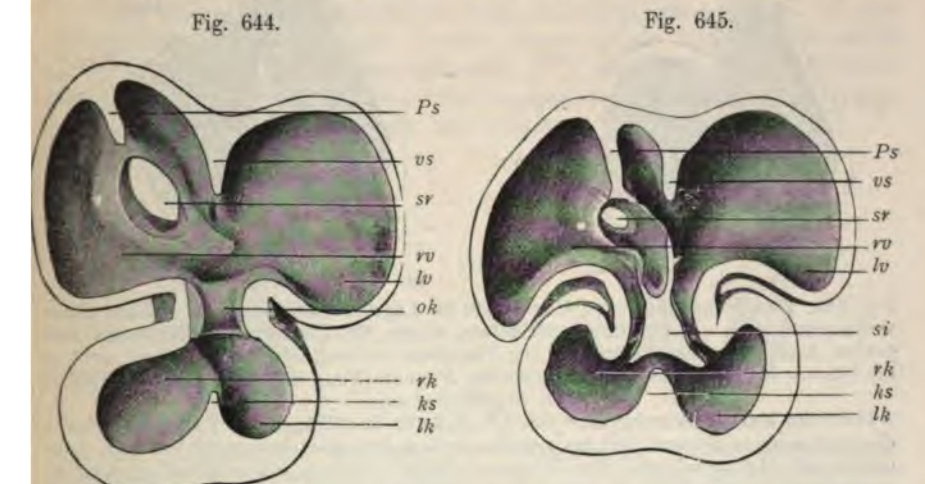


Fig. 644. **Herz eines menschlichen Embryos von 10 mm Nl, hintere Hälfte des geöffneten Herzens.** Nach HIS. *ks* Kammerscheidewand; *lk*, *rk* linke, rechte Kammer; *ok* Ohrkanal; *lv*, *rv* linker, rechter Vorhof; *sr* Einmündung des Sinus reuniens; *vs* Vorhofscheidewand (Vorhofssichel (HIS), Septum primum (BORN)); * EUSTACHIsche Klappe; *Ps* Septum spurium.

Fig. 645. **Hintere Hälfte eines geöffneten Herzens eines menschlichen Embryos der 5. Woche.** Nach HIS. *ks* Kammerscheidewand; *lk*, *rk* linke, rechte Kammer; *si* unterer Teil der Vorhofsscheidewand [Septum intermedium (HIS)]; *lv*, *rv* linker, rechter Vorhof; *sr* Einmündung des Sinus reuniens; *vs* Vorhofsscheidewand [Vorhofssichel (HIS), Septum secundum (BORN)]; *Ps* Septum spurium; * EUSTACHIsche Klappe.

alsbald die Vorhofsscheidewand, wenn sie bis zum Ohrkanal herabgewachsen ist, längs ihres freien, unteren Randes (Fig. 645 *si*); dadurch wird der Ohrkanal in eine linke und eine rechte Atrioventrikularöffnung (Ostium atrioventriculare sinistrum und dextrum) (Fig. 646 B, *F.av.d* und *F.av.s*) zerlegt, und gleichzeitig wird der die Öffnung ursprünglich begrenzende, dorsale und ventrale Endocardwulst ein jeder in seiner Mitte halbiert (*o.ek* und *u.ek*). Die dorsalen Teilstücke verschmelzen alsdann mit den entsprechenden Stücken der entgegengesetzten Seite und erzeugen so an dem unteren Rand der Vorhofsscheidewand (Fig. 645 *si*) zwei neue Wülste, von denen der eine in die linke, der andere in die rechte Atrioventrikularöffnung vorspringt und die Grundlage für je eine mediale Zipfelklappe abgibt.

Die Entwicklung der Vorhofsscheidewand und die Trennung des Ohrkanals in die beiden Atrioventrikularöffnungen sind zwei eng zusammengehörige Prozesse; der erste ist die Ursache des zweiten. Das beweisen namentlich in klarer Weise pathologisch anatomische Befunde von Hemmungsbildungen am Herzen. In allen Fällen, in denen die Ausbildung der Vorhofsscheidewand aus irgendeinem Grunde gehemmt worden war und ihr unterer Teil ganz fehlte, war auch stets nur eine Atrioventrikularöffnung (ein Ostium venosum commune) vorhanden (ARNOLD).

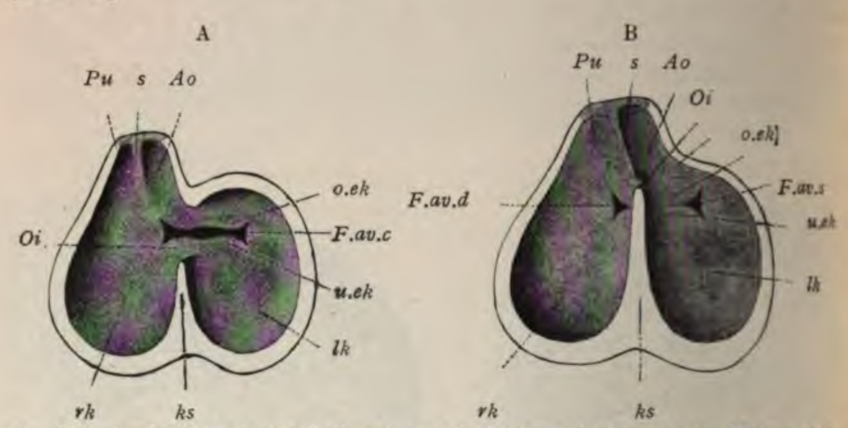


Fig. 646. **Zwei Schemata** (nach BORN), **um die Lageverschiebungen des Ostium atrioventriculare zum Ostium interventriculare, sowie die Trennung der Ventrikel und großen Arterien zu verdeutlichen.** Die Ventrikel sind halbiert gedacht; man sieht in die hintere Hälfte, in welcher übrigens zur Vereinfachung des Bildes die Herzbalken usw. weggelassen sind.

A Herz von Kaninchenembryonen von 3,5—3,8 mm Kopflänge. Die Kammer ist durch die Kammerscheidewand (*ks*) bis auf das Ostium interventriculare (*Oi*) in eine linke und rechte Hälfte zerlegt. Das Foramen atrioventriculare commune (*F.av.c*) reicht mit seinem rechten Ende in den rechten Ventrikel hinein; die Endocardkissen sind ausgebildet.

B Herz von Kaninchenembryonen von 7,5 mm Kopflänge. Die Endocardkissen des Foramen atrioventriculare commune sind verschmolzen, und dadurch ist das For. atrioventr. com. jetzt getrennt in ein For. atrioventr. dextrum (*F.av.d*) und sinistrum (*F.av.s*). Die Kammerscheidewand (*ks*) ist mit den Endocardkissen ebenfalls verschmolzen und noch bis zur Scheidewand (*s*) des Truncus arteriosus hinaufgewachsen. Der Rest des Ostium interventriculare (*Oi*) bildet durch seinen Verschluß das Septum membranaceum.

rk, *lk* rechte und linke Kammer; *ks* Kammerscheidewand; *Pu* Art. pulmonalis; *Ao* Aorta; *s* Scheidewand des Truncus arteriosus; *Oi* Ostium interventriculare; *F.av.c* Foramen atrioventriculare commune; *F.av.d* und *F.av.s* Foramen atrioventriculare dextrum und sinistrum; *o.ek*, *u.ek* oberes und unteres Endothel- oder Endocardkissen.

Ehe wir in der Entwicklungsgeschichte des Vorhofs weiter fortfahren, haben wir die mittlerweile eingetretenen Umwandlungen im Bereich der Kammer und des Truncus arteriosus nachzutragen.

Nicht viel später als der Vorhof beginnt auch die Kammer ihre Scheidewand zu erhalten. Am Ende des 1. Monats hat sich ihre Muskulatur erheblich verdickt (Fig. 647 A). Muskelbalken sind entstanden, die in das Innere der Kammer weit vorspringen und sich untereinander zu einem schwammigen Gewebe verbinden, dessen zahlreiche Spalten mit der eng gewordenen Herzhöhle zusammenhängen und gleichfalls den Blutstrom hindurchpassieren lassen. An einer Stelle ist die Muskulatur besonders verdickt und bildet eine nach innen vorspringende,

halbmondförmige Falte, die Anlage der Kammerscheidewand (*ks*) (Septum ventriculorum oder Septum interventriculare) (Fig. 644, 645, 646 *ks*). Die Falte nimmt von der unteren und hinteren Wand der Kammer ihren Ursprung in der Gegend, welche durch den schon früher erwähnten Sulcus interventricularis (Fig. 643 *si*) äußerlich gekennzeichnet ist. Ihren freien Rand hat sie nach oben gerichtet und wächst mit ihm dem Arterienbulbus und der Atrioventrikularöffnung entgegen. Diese liegt ursprünglich mehr in der linken Hälfte der Kammer (Fig. 646 A, *F.av.c*); erst allmählich rückt sie mehr nach rechts herüber und nimmt schließlich eine solche Stellung ein, daß die Kammerscheidewand bei ihrem Emporwachsen sie gerade in der Mitte trifft und der Ansatzstelle der Vorhofsscheidewand gegenüber mit ihr verschmilzt (Fig. 645 u. 646 *B*).

Die Trennung der Kammer ist beim Menschen schon in der 7. Woche eine vollständige. Aus dem Vorhof, dessen beide Abteilungen durch das ovale Fenster verbunden sind, wird jetzt das Blut durch ein linkes und ein rechtes Ostium atrioventriculare in eine linke und in eine rechte, vollständig getrennte Kammer übergeleitet.

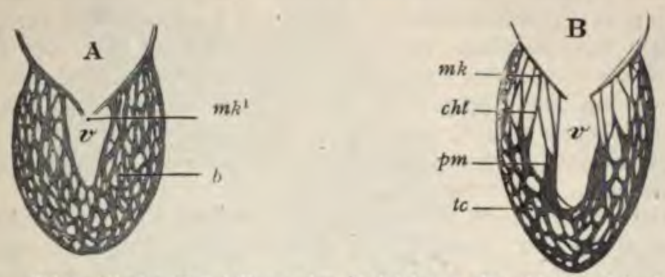


Fig. 647. **Schematische Darstellung der Entstehung der Atrioventrikularklappen. A früherer, B späterer Zustand.** Nach Gegenbaur. *mk* membranöse Klappe; *mk*¹ ursprünglicher Teil derselben; *cht* Chordae tendinae; *v* Kammerhöhle; *b* Balkennetz der Herzmuskulatur; *pm* Papillarmuskeln; *tc* Herzbalken, Trabeculae carneae.

Die beiden Atrioventrikularöffnungen sind bei ihrer Entstehung eng; sie werden teils von den oben erwähnten, an der Scheidewand vorspringenden Endocardwülsten umsäumt, teils von entsprechenden Wucherungen des Endocards an ihrer lateralen Circumferenz. Die membranösen Vorsprünge lassen sich primitiven Taschenklappen, wie sie auch im Arterienbulbus zur Anlage kommen, vergleichen (Gegenbaur); sie bilden den Ausgangspunkt für die Entwicklung der mächtigen Atrioventrikularklappen, liefern aber nur, wie Gegenbaur und Bernays gezeigt haben, einen später fast ganz verschwindenden Teil derselben, den membranösen Randsaum (Fig. 647 A, *mk*¹), während der kompakte Hauptteil der Klappen aus der Strecke der verdickten muskulösen Kammerwand, welche die Atrioventrikularöffnung umgibt, selbst hervorgeht (Fig. 647 B, *mk*).

Wie schon oben bemerkt wurde, wird die Kammerwand in den ersten Monaten beim Menschen aus einem dichten, schwammigen Netzwerk von Muskelbalken gebildet, die vom Endocard überzogen sind und deren Zwischenräume mit der kleinen Binnenhöhle zusammenhängen (Fig. 647 A). Eine derartig schwammige Beschaffenheit der Herzwand erhält sich dauernd bei Fischen und Amphibien; dagegen treten bei den höheren Wirbeltieren und beim Menschen Umwand-

lungen ein. Nach der äußeren Oberfläche zu wird die Muskelwand kompakter, indem die Muskelbalken sich verdicken und die Hohlräume zwischen ihnen enger werden und zum Teil ganz schwinden (Fig. 647 B, *tc*). Der entgegengesetzte Prozeß erfolgt nach innen. In der Umgebung der Atrioventrikularöffnung werden die Balken dünner, die Zwischenräume weiter. Auf diese Weise wird ein Teil der dicken Kammerwand, welcher nach dem Vorhof sieht und die Öffnung umschließt, vom Blutstrom gleichsam unterminiert. An diesem Teil verkümmern später die Muskelfasern ganz; es bilden sich aus dem bindegewebigen Zwischengewebe sehnige Platten und werden mit den an ihren Rändern ansitzenden Endocardkissen zu den bleibenden Atrioventrikularklappen (Fig. 647 B, *mk*). Diese gehen somit aus einem Teile der spongiös gebauten Kammerwand selbst hervor.

Die an die Klappen sich von unten her ansetzenden Reste der geschrumpften Muskelbalken (Fig. 647 B, *cht*) verkümmern in der Nähe der Ansatzstellen noch mehr; die Muskelfasern schwinden auch hier zum Teil ganz; das Bindegewebe dagegen bleibt erhalten und wandelt sich zu den Sehnenfäden um, die, unter dem Namen der Chordae tendineae bekannt, zur Befestigung der Klappen dienen. In einiger Entfernung von ihnen bewahren die in den Kammerraum vorspringenden Balken ihre fleischige Beschaffenheit und werden zu den Papillarmuskeln (*pm*), von deren Spitze die Chorda tendineae ausgehen. „Was sonst noch von dem primitiven Balkennetze an der Innenfläche der Kammer bestehen bleibt, bildet ein mehr oder minder starkes muskulöses Maschenwerk, die Fleischbalken des Herzens (*tc*) oder Trabeculae carneae.“

Infolge aller dieser Umwandlungen hat sich auch die ursprünglich enge Höhle der Kammer auf Kosten eines Teils der spongiösen Wand nicht unerheblich vergrößert. Denn der ganze in der Fig. 647 B unter den Klappen gelegene Raum ist erst dadurch, daß die Fleischbalken zu den feinen Sehnenfäden verkümmert sind, aus dem anfangs engen Lückenwerk (Fig. 647 A) hervorgegangen und zur Ausweitung der Binnenhöhle verwandt worden.

Es bleibt uns jetzt noch die Zweiteilung des Truncus arteriosus und die definitive Umgestaltung des Vorhofs zu untersuchen übrig.

Etwa zur Zeit, wo die Scheidewandbildung in der Kammer erfolgt, plattet sich der aus ihr entspringende Truncus arteriosus etwas ab und erhält eine spaltförmige Höhle. An den platten Seiten treten zwei leistenförmige Verdickungen auf (Fig. 646 A u. B, *s*), wachsen einander entgegen und zerlegen die Höhlung, indem sie untereinander zum Septum aorticopulmonale verschmelzen, in zwei auf dem Querschnitt dreieckig erscheinende Gänge. Jetzt markiert sich auch äußerlich der Eintritt der im Innern geschehenen Trennung durch zwei Längsfurchen in ähnlicher Weise, wie an der Kammer die Scheidewandbildung durch den Sulcus interventricularis angedeutet wird. Die beiden durch Teilung entstandenen Kanäle sind die Aorta und die Pulmonalis (*Ao* u. *Pu*). Eine Zeitlang sind sie noch mit einer gemeinsamen Adventitia umgeben, dann weichen sie weiter auseinander und werden auch äußerlich getrennt. Der ganze Trennungsprozeß im Truncus arteriosus verläuft unabhängig von der Entwicklung einer Scheidewand in der Kammer, wie er denn oben zuerst beginnt und von da aus nach abwärts fortschreitet. Ganz zuletzt tritt das Aortenseptum auch in den Kammerraum selbst ein (Fig. 646 B, *s* u. *ks*), setzt sich mit der dort selbständ

entwickelten Kammerscheidewand in Verbindung, liefert den als Pars membranacea bekannten Teil (*Oi*) und vollendet so die Sonderung der Abflußbahnen aus dem Herzen; die Aorta wird der linken, die Pulmonalis der rechten Kammer zugeteilt.

Die Pars membranacea bezeichnet also am ausgebildeten Herzen die Stelle, an welcher die Trennung zwischen linkem und rechtem Herzen zuletzt zustande gekommen ist (Fig. 646 B, *Oi*). „Sie ist gleichsam der Schlußstein in der definitiven Scheidung des primitiven einfachen Herzschlauchs in die vier sekundären Herzräume, wie wir sie bei den Vögeln und Säugetieren finden" (Röse).

Schon vor der Trennung des Truncus arteriosus haben sich auch die Semilunarklappen als vier Wülste, die aus Gallertgewebe mit einem Überzug vom Endothel bestehen, an der als Fretum Halleri

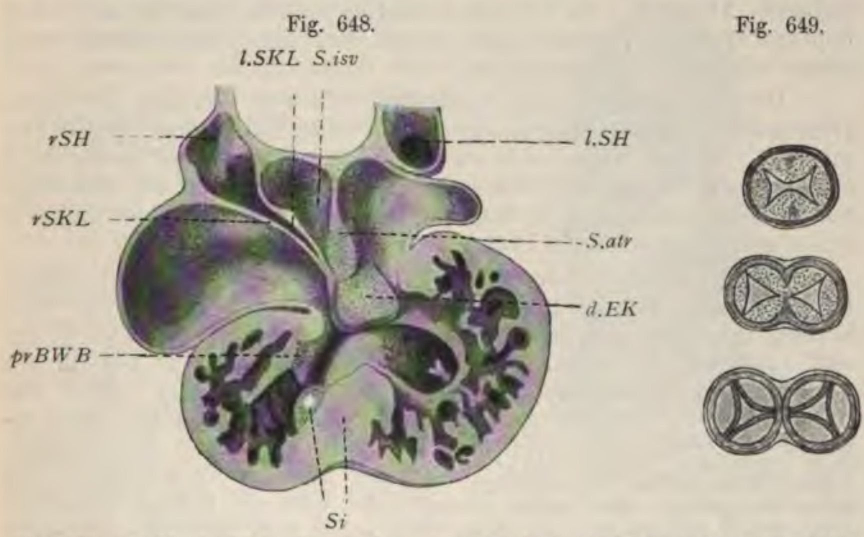


Fig. 648. **Durchschnitt durch das Herz eines Kaninchenembryos von 5,8 mm Kopflänge.** Nach Born. *r* und *lSH* rechtes und linkes Sinushorn; *r* und *lSKl* rechte und linke Sinusklappe; *prBWB* proximaler Bulbuswulst; *dEK* dorsales Endocardkissen; *S.atr* Septum atriorum; *S.isv* Spatium intersepto-valvulare; *Si* Septum interventriculare.

Fig. 649. **Schematische Darstellung der Scheidung des Bulbus in Aorta und Pulmonalis und die Entwicklung der Semilunarklappen.** Nach Hochstetter.

bezeichneten, verengten Stelle angelegt. Es sind die vier Bulbuswülste (Fig. 649). Zwei von ihnen werden bei der Scheidung des Truncus in Aorta und Pulmonalis halbiert. Auf jedes Gefäß kommen daher jetzt drei Wülste, die durch Aushöhlung unter Schrumpfung des Gallertgewebes die Form von Taschen annehmen. Ihre Anordnung wird, worauf Gegenbaur aufmerksam macht, aus der Entwicklung verständlich, wie das untenstehende Schema (Fig. 649) zeigt. „Indem der ursprünglich einheitliche Bulbus arteriosus sich in zwei Kanäle scheidet, verteilen sich die knötchenförmigen Anlagen von ursprünglich vier Klappen derart, daß eine vordere und die vorderen Hälften der beiden seitlichen auf den vorderen Arterienstamm (die Pulmonalis), eine hintere und die hinteren Hälften der beiden seitlichen auf den hinteren Arterienstamm (Aorta) treffen."

Was schließlich noch den Vorhof betrifft, so erfahren hier der schon auf S. 658 erwähnte Venensinus, die Einmündung der Lungenvenen und das ovale Loch wichtige Veränderungen.

Der Venensinus geht als selbständige Bildung zugrunde, indem er allmählich in die Wand des Vorhofs mit aufgenommen wird. Die großen Venenstämme, die ursprünglich ihr Blut in ihn ergossen haben, und die sich mittlerweile in die obere und die untere Hohlvene und in den Sinus coronarius umgebildet haben, wovon der Abschnitt 4 das Nähere bringt, münden infolgedessen direkt in die rechte Hälfte des Vorhofs ein und rücken hier nach und nach weiter auseinander. Von den beiden Sinusklappen, welche, wie früher erwähnt wurde, den Eingang des Venensinus umsäumten, erhält sich die rechte (*) (Fig. 644 u. 645) an der Einmündung der unteren Hohlvene und des Sinus coronarius und sondert sich ihnen entsprechend in einen größeren und kleineren Abschnitt, die Valvula Eustachii und Valvula Thebesii. Das Septum spurium vereinigt sich zuletzt mit der Vorhofsscheidewand, ebenso wie die linke Sinusklappe.

Die vier Lungenvenen vereinigen sich eine Zeitlang zu einem gemeinsamen kurzen Stamm, der in die linke Hälfte des Vorhofs einmündet. Später weitet sich das gemeinsame Endstück beträchtlich aus und wird in ähnlicher Weise wie der Venensinus in die Herzwand mit aufgenommen. Infolgedessen öffnen sich dann die vier Lungenvenen getrennt und direkt in den Vorhof.

Das ovale Loch, dessen Entstehung früher geschildert wurde, unterhält während des ganzen embryonalen Lebens eine weite Verbindung zwischen den beiderseitigen Vorhöfen. Es wird von hinten und unten begrenzt durch die Vorhofsscheidewand. Eine von ihr aus nach vorn vorwachsende bindegewebige Membran engt später das runde Loch ein und hat den Namen der Valvula foraminis ovalis erhalten (Fig. 645). Auch von oben und vorn bildet sich eine schärfere Umgrenzung aus, indem eine Muskelleiste von der Vorhofswand nach innen vorspringt, die vordere Vorhofssichel oder der Limbus Vieussenii (vs). Im 3. Monat sind alle diese Teile schon sehr deutlich entwickelt; es reicht die Valvula foraminis ovalis schon nahe zum verdickten Rand der vorderen muskulösen Sichel heran, weicht aber mehr schräg in den linken Vorhofsteil hinein, so daß ein weiter Spalt offen bleibt und dem Blute der unteren Hohlvene den Eintritt in den linken Vorhofsteil gestattet. Nach der Geburt legen sich vordere und hintere Falte mit ihren Rändern aneinander und verschmelzen mit nicht seltenen Ausnahmen vollständig. Die hintere Falte liefert den häutigen Verschluß des Foramen ovale, die vordere erzeugt mit ihrem verdickten, muskulösen Rand oben und vorn den Limbus Vieussenii. Hiermit hat das Herz seine bleibende Ausbildung erlangt.

Während der Herzschlauch die komplizierten Sonderungen erfährt, verändert er seine Lage im embryonalen Körper und erhält frühzeitig eine besondere Umhüllung durch den Herzbeutel. In Zusammenhang hiermit bildet sich das Zwerchfell als Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle aus. Es wird also hier der geeignetste Ort sein, uns mit diesen wichtigen und zum Teil schwerer zu verstehenden Vorgängen genauer bekannt zu machen. Den [illegible]n von CADIAT, HIS, RAVN, USKOW, SWAEN, BRACHE[illegible] wir hierüber den meisten Aufschluß.

2. Die Entwicklung von Herzbeutel und Zwerchfell. Die Sonderung der primären Leibeshöhle in Herzbeutel-, Brust- und Bauchhöhle.

Ursprünglich besitzt die Leibeshöhle eine sehr weite Ausdehnung im embryonalen Körper; denn sie läßt sich bei den niederen Wirbeltieren bis in die Kopfanlage hinein verfolgen, wo sie die Schlundbogenhöhlen liefert. Nachdem sich diese geschlossen haben, wobei aus den Zellen ihrer Wandungen Muskeln den Ursprung nehmen, reicht die Leibeshöhle nach vorn bis an den letzten Schlundbogen heran und dehnt sich hier zu einem weiten Raum (Fig. 650) aus, in welchem sich das Herz am unteren Darmgekröse (Mesocardium anterius und posterius) entwickelt. REMAK und KÖLLIKER nannten den Raum Halshöhle, HIS gab ihm den Namen Parietalhöhle und BRACHET neuerdings den Namen primitiver Herzbeutel (cavité péricardique primitive). Letztere Bezeichnung wollen wir auch hier verwenden mit Rücksicht darauf, daß auf dem uns beschäftigenden Stadium das Herz fast ausschließlich seinen Inhalt bildet und daß der Hohlraum fast ganz zum Herzbeutel wird und nur sehr wenig zur Bildung der Pleurahöhlen beiträgt. In Übereinstimmung hiermit bezeichnen wir dann als primitive Pleuroperitonealhöhle den nach hinten gelegenen übrigen Hohlraum im mittleren Keimblatt.

Fig. 650. **Menschlicher Embryo** (*Lg*, HIS) **von 2,15 mm Nackenlänge.** Konstruktion nach HIS (Menschliche Embryonen). Vergr. 40fach. *Mb* Mundbucht; *Ab* Aortenbulbus; *Vm* Ventrikelmittelteil; *Vc* Vena cava superior oder Ductus Cuvieri; *Sr* Sinus reuniens; *Vu* Vena umbilicalis; *Vl* linker Teil des Ventrikels; *Ho* Herzohr; *D* Diaphragma; *V.om* Vena omphalomesenterica; *Lb* solide Leberanlage; *Lbg* Lebergang.

Die primitive Pericardialhöhle wird um so mehr ausgedehnt, je mehr sich der Herzschlauch in Windungen legt und bald eine verhältnismäßig außerordentliche Größe erreicht. Hierbei wird ihre vordere Wand zwischen Kopf und Nabel des Embryos ventralwärts bruchsackartig nach außen hervorgetrieben (Fig. 651 u. 398 *h*). Ferner beginnt sich schon früh eine Abgrenzung gegen die primitive Pleuroperitonealhöhle durch eine Querfalte (Fig. 650 u. 651 $z + l$) zu bilden, welche von der vorderen und seitlichen Rumpfwand ihren Ausgang nimmt (Fig. 651 $z + l$).

Bald nach ihrem Auftreten finden sich in der Querfalte sämtliche Venenstämme eingebettet, welche in den Vorhofssinus des Herzens einmünden (Fig. 650 u. 651), die Dotter- und die Nabelvenen und die CUVIERschen Gänge (*Vc.* u. *dc*), welche das Blut aus den Rumpfwandungen sammeln. Mit der Entwicklung dieser Venen steht augenscheinlich auch die Ausbildung der Querfalte in engstem Zusammenhang; im einzelnen aber sind hierauf bezüglichen Entwicklungsvorgänge so komplizierter Art, daß auf die Originalarbeiten von HIS, KÖLLIKER und USKOW und namentlich auf die neuesten Abhandlungen von RAVN, BRACHET und SWAEN verwiesen werden muß.

Die Querfalte führt den Namen des Septum transversum (Massa transversa, USKOW); sie zerfällt in eine linke und eine rechte Hälfte, indem sich das Darmgekröse in der Medianebene an sie ansetzt. Dadurch tritt sie in unmittelbaren Zusammenhang mit Speiseröhre und Magen. Denn vor dem Septum ist in dem vorderen Abschnitt des Darmgekröses, dem späteren Mediastinum posterius, der Ösophagus eingebettet, und zu seinen beiden Seiten wachsen später die beiden Lungenanlagen hervor; nach hinten davon ist der Magen an das Mesogastrium anterius und posterius befestigt. Septum transversum und Darmgekröse mit ihren verschiedenartigen Inhaltsbestandteilen, die hier in wichtige anatomische Beziehungen zueinander treten, bilden somit gewissermaßen zusammen ein Septum cruciatum, bestehend aus einer Quer- und Längsscheidewand.

Das Septum transversum erhält frühzeitig eine noch kompliziertere Zusammensetzung. Denn in seinen kaudalwärts gelegenen Abschnitt, welcher aus reichlichem embryonalem Bindegewebe besteht, wächst vom Duodenum her die Leberanlage in der früher beschriebenen Weise hinein. Es entsteht in ihm das Netzwerk der Leberzylinder, welches sich vom ventralen Darmgekröse aus seitlich am Septum transversum ausbreitet, die beiden Leberlappen in ihm erzeugt und es in demselben Maße, als diese sich entwickeln, ganz erheblich verdickt. Es schließt somit jetzt zwei verschiedene Anlagen ein: 1. kaudalwärts die beiden Leberlappen, welche in die Leibeshöhle vorspringende Wülste bedingen, und 2. kopfwärts eine bindegewebige Platte, in welcher die oben genannten großen Venenstämme zum Sinus reuniens und zum Herzen verlaufen, das primäre Zwerchfell. Sein dorsaler freier Rand ist verdünnt und birgt die CUVIERschen Gänge. Es ist ein Abschnitt, der auf frühen Stadien von KÖLLIKER als seitliches Herzgekröse (Mesocardium laterale) beschrieben worden ist.

Zu dieser Zeit bildet das Septum transversum eine unvollständige Scheidewand zwischen der primitiven Pericardial- und Pleuroperitonealhöhle. Denn beide stehen dorsalwärts noch durch enge Kanäle (Fig. 651 *brh*) in Verbindung, welche zu beiden Seiten des die Speiseröhre bergenden Mesenteriums liegen und nach vorn in Rinnen auslaufen. Die Verbindungskanäle sind von HIS als Brustfortsätze der Rumpfhöhle, von BRACHET als Ductus pleuropericardiaci und ihre Verlängerungen als Pleuropericardialrinnen bezeichnet worden. In sie wachsen die beiden Lungenanlagen (*lg*) hinein, wenn sie sich aus der vorderen Wand des Darmrohrs entwickeln. Die Pleuropericardialgänge und -rinnen werden mithin zu den beiden Brust- oder Pleurahöhlen (*brh*), während der nach unten mit ihnen kommunizierende, größere Raum (*hh*), in welchem sich das Herz entwickelt hat, zur Herzbeutelhöhle wird. Diese nimmt die ganze Bauchseite des Embryos ein, die Brusthöhlen dagegen liegen ganz dorsalwärts an der hinteren Rumpfwand.

Wie erfolgt nun der Verschluß dieser drei ursprünglich zusammenhängenden Räume, und wie gewinnen sie ihre sehr veränderte, definitive Lage zueinander?

Am frühzeitigsten trennt sich der Herzbeutel ab durch Vorgänge, deren genauere Kenntnis wir den Untersuchungen von HIS und USKOW, von RAVN und BRACHET verdanken. Den Anstoß zur Trennung geben die CUVIERschen Gänge (Fig. 651 *dc*). Ein Stück von ihnen verläuft vom Rücken her, wo es aus dem Zusammenfluß der Jugular- und Kardinalvenen entsteht, an der Seitenwand des Rumpfes nach abwärts zum

Septum transversum (Fig. 651 *dc*); es drängt dabei das Brustfell in die Herzbeutelbrusthöhle hinein und erzeugt auf diese Weise die Pleuropericardial- oder Herzbeutelfalte. Indem die Falte immer weiter nach innen vorgeschoben wird, verengt sie mehr und mehr die Kommunikation zwischen Herzbeutelhöhle (*hh*) und den beiden Brusthöhlen (*brh*); schließlich hebt sie dieselbe auf, wenn sie mit ihrem freien Rand bis zu dem Mediastinum posterius, in welchem die Speiseröhre liegt, vorgewachsen ist und mit ihm verschmilzt. Durch diese Wanderung der Cuvierschen Gänge erklärt sich auch die Lage der später von oben in den Herzvorhof mündenden, oberen Hohlvene, die sich vom Cuvierschen Gange herleitet. Ursprünglich in der Seitenwand des Rumpfes gelegen, ist sie mit ihrem Endabschnitt später in das Mediastinum eingeschlossen.

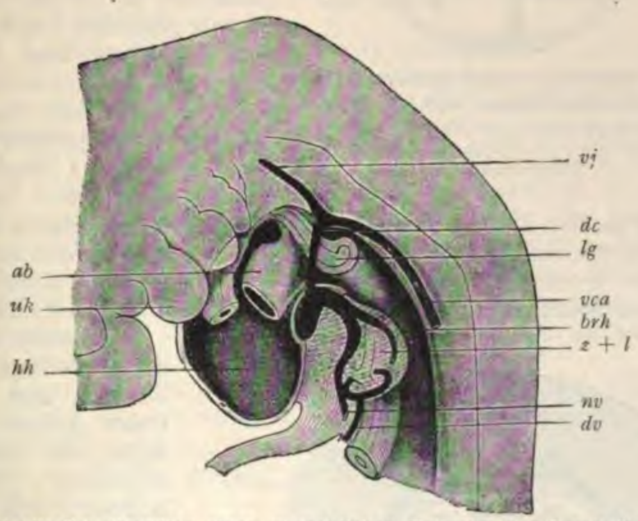


Fig. 651. **Sagittalkonstruktion eines menschlichen Embryos von 5 mm Nackenlänge** (Embryo *R*, His), **um die Entwicklungsgeschichte des primitiven Herzbeutels und des Zwerchfells zu erläutern.** Nach His. *ab* Aortenbulbus; *brh* Brusthöhle (Recessus parietalis, His); *hh* Herzbeutelhöhle; *dc* Ductus Cuvieri; *dv* Dottervene; *nv* Nabelvene; *vca* Cardinalvene; *vj* Jugularvene; *lg* Lunge; *z+l* Anlage des Zwerchfells und der Leber; *uk* Unterkiefer.

Nach Abschluß des Herzbeutels hängen die engen, röhrenförmigen Brusthöhlen (Fig. 651 *brh*) noch eine Zeitlang nach hinten mit der Bauchhöhle zusammen. Die Lungenanlagen (*lg*) wachsen währenddem weiter in sie hinein und treffen schließlich mit ihren Spitzen auf die obere Fläche der größer gewordenen Leber. An dieser Stelle erfolgt dann auch der Verschluß. Er wird herbeigeführt durch Falten, welche von der seitlichen und dorsalen Rumpfwand ausgehen und sich ventralwärts mit dem Septum transversum, sowie medianwärts mit der mesentecialen Scheidewand verbinden. Die Falten sind zuerst von Uskow [als] Pfeiler, von Brachet und Swaen als Membranes pleuroperitoneales [besc]hrieben worden. Durch Verwachsung der Pleuroperitonealfalten [ent]steht das Septum pleuroperitoneale. Man kann daher zu dieser [Zeit] am Zwerchfell zwei Abschnitte unterscheiden, einen ventralen, [wel]cher sich früher bildet (Septum transversum) und einen dorsalen, [wel]cher viel später entsteht (das Septum pleuroperitoneale). Der letztere

Abschnitt breitet sich später noch weiter seitlich und ventralwärts Hand in Hand mit der erheblichen Größenzunahme der beiden Pleurahöhlen aus.

Wie GEGENBAUR hervorhebt, erklärt sich aus der Entwicklung des Zwerchfells aus zwei Abschnitten die Bahn des Nervus phrenicus, welcher vor Herz und Lungen verläuft und von vorn her zum Zwerchfell herantritt.



Fig. 652. **Querschnitt durch die Brustregion eines Kaninchenembryos vom 15. Tage.** Nach HOCHSTETTER. *Mp* Membrana pleuropericardiaca; *Pc.h* Pericardialhöhle; *Pl.h* Pleurahöhle.

Wer über den Abschluß der Pleurahöhle durch das Septum pleuroperitoneale noch genauere Auskunft wünscht, da sich im einzelnen der Vorgang noch komplizierter, als es hier dargestellt wurde, gestaltet, findet solche in den Untersuchungen von BRACHET und SWAEN, sowie in dem von HOCHSTETTER bearbeiteten Kapitel „Pericardialhöhle und Zwerchfell" im Handbuch der Entwicklungslehre. So ist zum Beispiel an der Bildung des Septum pleuroperitoneale auch der Brustteil der Urnierenfalte beteiligt. Es erklärt sich hieraus, daß das kraniale Ende der Urniere mit dem Dorsalteil des Zwerchfells durch das von KÖLLIKER beschriebene Zwerchfellsband in Verbindung steht.

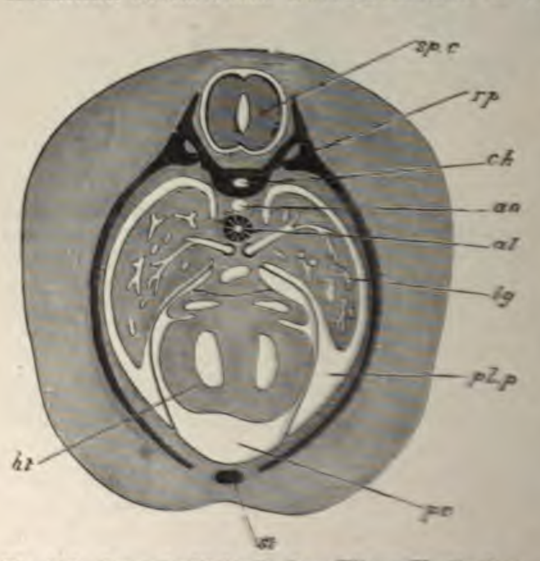


Fig. 653. **Querschnitt durch einen älteren Kaninchenembryo, um die Umwachsung der Pericardialhöhle durch die Pleurahöhlen zu zeigen.** Aus BALFOUR. *ht* Herz; *pc* Herzbeutel oder Pericardialhöhle; *pl.p* Brust- oder Pleurahöhle; *lg* Lunge; *al* Darmrohr; *ao* Rückenaorta; *ch* Chorda; *rp* Rippe; *st* Brustbein; *sp.c* Rückenmark.

Zuweilen unterbleibt die Verschmelzung der dorsalen und der ventralen Anlage auf einer Seite. Die Folge einer derartigen Hemmungsbildung ist eine **Zwerchfellshernie**, d. h. eine dauernde Verbindung der Bauch- und Brusthöhle vermittels einer Bruchpforte, durch welche Darmschlingen in die Brusthöhle eintreten können.

Wenn sich der Abschluß der vier großen serösen Höhlen des Körpers gegeneinander vollzogen hat, müssen die einzelnen Organe noch weitergehende Lageveränderungen erfahren, damit der fertige Zustand erreicht wird. Nimmt doch der Herzbeutel anfangs die ganze ventrale Seite der Brust ein und hängt in großer Ausdehnung mit der vorderen Brustwand und mit der oberen Fl

des Zwerchfells zusammen. Ferner ist das Zwerchfell an seiner ganzen unteren Fläche mit der Leber verbunden. Die Lungen liegen versteckt in engen Röhren am Rücken des Embryos.

Bei den Lageveränderungen kommen zwei Faktoren in Betracht (Fig. 652 u. 653). Mit der Ausdehnung der Lungen (*lg*) breiten sich die Brusthöhlen (*pl.p*) immer mehr ventralwärts aus und spalten dabei die Wand des Herzbeutels (*pc*), oder das Pericard einerseits von der seitlichen und vorderen Brustwand, andererseits auch von der Oberfläche des Zwerchfells ab. So wird das Herz (*ht*) mit seinem Beutel Schritt für Schritt nach der Medianebene verdrängt, wo es zusammen mit den großen Gefäßen (*ao*), mit der Speiseröhre (*al*) und der Luftröhre eine Scheidewand, das Mediastinum, zwischen der stark vergrößerten linken und rechten Brusthöhle bilden hilft. Der Herzbeutel grenzt dann nur noch in einem kleinen Bezirk nach vorn an die Brustwand (*st*), nach unten an das Zwerchfell an.

Der zweite Faktor ist die Isolierung der Leber vom primären Zwerchfell, mit welchem sie zum Septum transversum vereint war. Sie geschieht dadurch, daß das Bauchfell, welches anfangs nur die untere Fläche der Leber überzieht und an ihrem Rand sich auf das primitive Zwerchfell fortsetzt, auch auf die obere Leberfläche sich schlägt und sie vom primären Zwerchfell bis auf zwei Bänder, die sich zwischen beiden ausspannen, ablöst. Ein Zusammenhang erhält sich erstens in dem schon früher (S. 448) besprochenen Ligamentum suspensorium hepatis, und zweitens nahe der hinteren Rumpfwand in dem Kranzband (Lig. coronarium hepatis), welches in dem Abschnitt, der über den Bandapparat der Leber gehandelt hat (S. 447), unberücksichtigt bleiben mußte.

Das Zwerchfell erhält schließlich noch seine bleibende Beschaffenheit, indem von der Rumpfwand Muskeln, die Abkömmlinge zweier Halsmyotome (Kollmann), in die Bindegewebslamelle hineinwachsen und sie in zwei Blätter spalten, in die Pleura diaphragmatica und in den Bauchfellüberzug.

3. Die Umwandlungen im Bereiche des Arteriensystems.

Die Entwicklung der großen, in der Nähe des Herzens gelegenen Arterienstämme bietet in vergleichend-anatomischer Hinsicht großes Interesse dar. Wie bei allen Wirbeltieren die Schlundbogen zu beiden Seiten des Schlunddarmes angelegt werden, um bei den kiemenatmenden Fischen, Dipneusten und einem Teil der Amphibien dauernd bestehen zu bleiben, während sie bei den höheren Wirbeltieren rückgebildet werden, so entstehen auch von seiten des Gefäßsystems an den entsprechenden Stellen Gefäßbogen, deren Zahl sich nach neueren Untersuchungen auf sechs beläuft (Fig. 654 u. 656 *1—6*) Sie werden als die primitiven Aortenbogen oder auch als die Schlundbogengefäße bezeichnet, da sie ihren Weg an den Schlundbogen entlang nehmen.

Rathke, dem wir die erste genauere Darstellung dieser Verhältnisse verdanken, hat in einem Schema, das in alle Lehrbücher übergegangen ist, nur fünf Bogen aufgeführt. Wie aber von van Beneden bei Sauropsiden und von Zimmermann bei dem Menschen und den Säugetieren beobachtet und von Hochstetter bestätigt worden ist, ist von Rathke ein Gefäßbogen übersehen worden, der nachträglich zwischen dem ursprünglich vierten und fünften entsteht. Alle sechs

[illegible] allerdings gewöhnlich nicht [illegible] schon zu schwinden beginnt, [illegible] Ihren Ursprung nehmen die Gefäße

Fig. 654. Fig. 655.

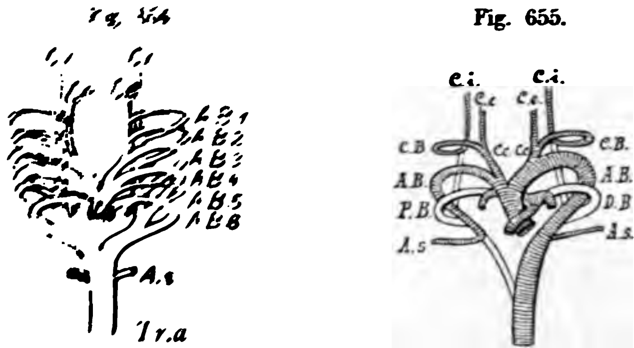


Fig. 654. **Schema für die Aortenbogen der Säugetiere.** Nach HOCHSTETTER. *A.B* Aortenbogen; *C.e* Carotis ext.; *C.i* Carotis int.; *Tr.a* Truncus arteriosus; *A.s* Art. subclavia.

Fig. 655. **Schema der Arterien, welche sich bei den Säugetieren aus den Aortenbogen und den Aortenwurzeln entwickeln.** Nach HOCHSTETTER. *D.B* Ductus Botalli; *A.B* Aortenbogen; *P.B* Pulmonalbogen; *A.s* Art. subclavia; *C.B* Carotidenbogen; *C.c* Carotis communis; *C.e* und *C.i* Carotis ext. und Carotis int.

von dem unterhalb des Schlunddarmes verlaufenden Truncus arteriosus (Fig. 654 u. 656 *Tr.a*), und seiner nach vorn gerichteten Fortsetzung, die auch als Aorta ventralis (Fig. 656 *A.v*) bezeichnet wird. Die sechs

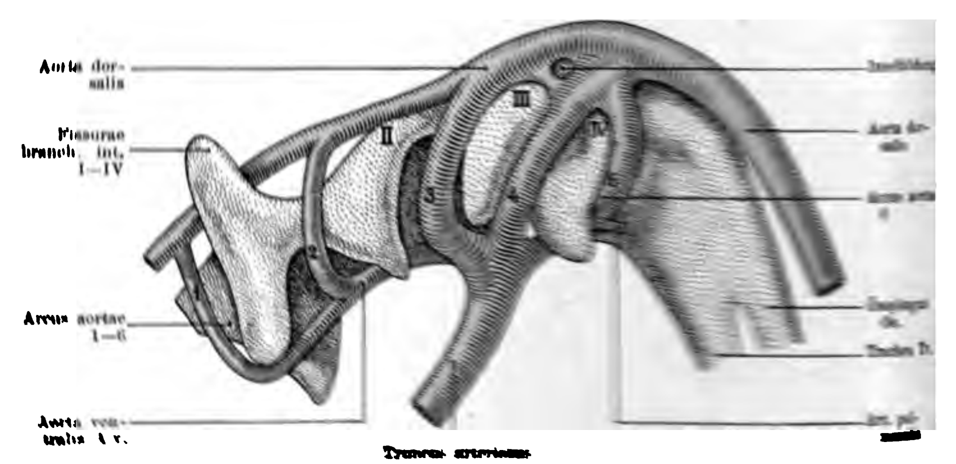


Fig. 656. **Aortenbogen eines menschlichen Embryos [illegible] dem Pharynx und den inneren Kiementaschen.** [illegible] KOLLMANN. *I–IV*, 4 innere Schlundtaschen, [illegible] hoch hinausragt. 1–6. Die 6 Aortenbogen, [illegible] nicht mehr zu sehen ist. Der 6. Aortenbogen [illegible] kaudal- und medialwärts. Er gibt einen kleinen Ast [illegible] Lungenanlage [illegible] ab. An der Einmündung des [illegible] kleine Unterbrechung [illegible]. Aortenbogen 5 und 6 [illegible] bogen. *A.v.* Aorta ventralis ist die [illegible] Fortsetzung des Truncus arteriosus (*Tr.a*). [illegible] *A.d.* Aorta dorsalis ist der dorsal über dem [illegible] der paarigen Aorta, welche das Blut aus den [illegible] *Tr.a.* Truncus arteriosus. [illegible]

Aortenbögen ziehen dann zwischen den Kiemenspalten, indem sie den Pharynx von beiden Seiten umfassen, zur Rückenfläche des Embryos empor und verbinden sich hier auf beiden Seiten der Wirbelsäule zu Längsgefäßen, den beiden primitiven Aorten (Fig. 656 *A.d.*).

Bei den durch Kiemen atmenden Wirbeltieren gewinnen die Schlundbogengefäße eine Bedeutung für den Atmungsprozeß und verlieren frühzeitig ihre einfache Beschaffenheit. Aus ihrem ventralen Anfangsstück, das man bei Fischen und Amphibien als Arteria afferens branchialis bezeichnet (Fig. 657 *A.a.br.*), nehmen zahlreiche Seitenästchen (*J.K.*) ihren Ursprung und begeben sich zu den Kiemenblättchen, welche aus dem Schleimhautüberzug des Schlundbogens in großer Anzahl entstanden sind; hier lösen sie sich in dichte Kapillarnetze auf. Aus diesen sammelt sich das Blut wieder in größere Gefäßstämmchen, die in das obere Ende des Schlundbogengefäßes (*A.e.br.*) einmünden. Je stärker die ventralen und die dorsalen Seitenäste werden, um so mehr wird das Schlundbogengefäß in seinem mittleren Teil unscheinbar. Dann hat es sich aufgelöst in ein Anfangsstück, die Kiemenarterie oder Arteria afferens branchialis (*A.a.br.*), die sich in zahlreichen Ästen zu den Kiemenblättchen begibt und sich in ein Kapillarnetz auflöst, und in ein oberes Stück, die Kiemenvene oder die Arteria efferens branchialis (*A.e.br.*), welche das Blut wieder aufnimmt. Beide hängen untereinander nur durch dichte Kapillarnetze zusammen, welche bei ihrer oberflächlichen Lage in der Schleimhaut für die Entgasung des Blutes die geeigneten Bedingungen bieten.

A.e.br.
Ae.K.
A.a.br.
J.K.

Fig. 657. **Schema der Kiemengefäße bei Larven von Rana esculenta.** Nach MAURER. Modifiziert von HOCHSTETTER. *A.a.br.* Arteria afferens branchialis (Kiemenarterie); *A.e.br.* Arteria efferens branchialis (Kiemenvene); *J.K.* Blutgefäßnetz der inneren Kieme; *Ae.k.* Gefäße der äußeren Kieme.

Da sich nun bei den Amnioten keine Kiemenblättchen entwickeln, kommt es bei ihnen auch nicht zur Bildung von Kiemenarterien und Venen, sondern es behalten die Schlundbogengefäße ihre ursprüngliche einfache Beschaffenheit (Fig. 656 *1—6*). Sie sind aber zum Teil nur von kurzem Bestand; bald erleiden sie dadurch, daß größere Strecken vollständig zurückgebildet werden, durchgreifende Metamorphosen, die sich bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren in etwas verschiedener Weise vollziehen. Hier soll nur eine Darstellung von der ersten Anlage und den weiteren Umbildungen der Aortenbögen bei dem Menschen und den Säugetieren gegeben werden.

Schon bei menschlichen Embryonen, die wenige Millimeter lang sind, gibt der aus dem einfachen Herzschlauch hervorgehende Truncus arteriosus in der Nähe des 1. Viszeralbogens einen linken und einen rechten Ast ab, welche den Schlunddarm umfassen und oben in die beiden primitiven Aorten übergehen. Es ist das erste Paar der Schlundbogengefäße (Fig. 656 *1*). An nur wenig älteren Embryonen nimmt ihre Anzahl rasch zu dadurch, daß neue Verbindungen zwischen dem ventralen Truncus arteriosus (Aorta ventralis) und den dorsalen primitiven Aorten entstehen. Bald kommt noch ein zweites, ein drittes, ein viertes und schließlich ein fünftes und sechstes Paar zum Vorschein in derselben Reihenfolge, in der auch beim Menschen wie bei den übrigen

Vertebraten die Schlundbogen hintereinander angelegt werden (Fig. 654 *A.B. 1—6* u. Fig. 656 *1—6*).

Die sechs Paar Gefäßbogen geben schon frühzeitig an die benachbarten Organe Seitenäste ab, unter welchen mehrere eine größere Bedeutung gewinnen und zur Carotis externa und interna, sowie zur Pulmonalis werden. Die Carotis externa (Fig. 654 u. 655*C.e.*) entspringt in der Verlängerung des Truncus arteriosus aus dem Anfang des ersten Schlundbogengefäßes und wendet sich zur Ober- und Unterkiefergegend. Die Carotis interna (Fig. 654 u. 655*C.i.*) entsteht weiter dorsalwärts dort, wo die Umbiegung in die Aortenwurzeln erfolgt, und leitet das Blut zum embryonalen Gehirn und dem sich entwickelnden Augapfel (Arteria ophthalmica). Vom letzten Bogen endlich sprossen kleine Zweige zu den sich entwickelnden Lungen hervor (Fig. 656 *A.p.* u. 658).

Wie die kurze Skizze zeigt, ist die Anlage der aus dem Herzen entspringenden Arterienstämme ursprünglich eine streng symmetrische. Frühzeitig aber treten Verkümmerungen einzelner Gefäßstrecken bis zum vollständigen Schwund ein; dabei wird auch die symmetrische allmählich in eine asymmetrische Anordnung umgewandelt.

Fig. 658. Fig. 659.

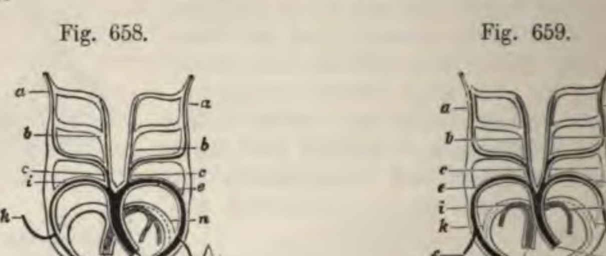


Fig. 658. **Schematische Darstellung der Umwandlung der Schlundbogengefäße beim Säugetier.** Nach RATHKE. *a* Carotis interna; *b* Carotis externa; *c* Carotis communis; *d* Anfang der Aorta; *e* 4. Bogen der linken Seite; *f* Aorta dorsalis; *g* linke, *k* rechte Vertebralarterie; *h* linke, *i* rechte Subclavia (4. Bogen der rechten Seite); *l* Fortsetzung der rechten Subclavia; *m* Lungenarterie; *n* Ductus Botalli derselben.

Fig. 659. **Schematische Darstellung der Metamorphose der Arterienbogen bei den Vögeln.** Nach RATHKE. *a* innere; *b* äußere Carotis; *c* Carotis communis; *d* Anfang der Aorta; *e* 4. Bogen der rechten Seite (Aortenwurzel); *f* rechte Subclavia; *g* Aorta dorsalis; *h* linke Subclavia (4. Bogen der linken Seite); *i* Lungenarterie; *k* und *l* rechter und linker Ductus Botalli der Lungenarterien.

Zur Veranschaulichung dieser Umwandlung diene das RATHKEsche Schema (Fig. 658), sowie Schema Fig. 655, auf welchem die sich rückbildenden Strecken der Gefäßbahn hell gelassen, die weiter funktionierenden aber durch quere Striche schraffiert sind.

Zuerst verschwindet, schon mit dem Eintritt der Nackenbeuge, der 1. und 2. Gefäßbogen, die Verbindungsstrecke ausgenommen, durch welche das Blut zur Carotis externa (Fig. 658 *b*) strömt.

Der 3. Bogen (*c*) bleibt erhalten, verliert aber seinen Zusammenhang mit dem dorsalen Ende des 4. und leitet daher jetzt alles Blut nur nach dem Kopf in die Carotis interna (*a*) hinein, zu deren Anfangsstück er nunmehr geworden ist. Er kann daher auch als Carotidenbogen bezeichnet werden.

Die Hauptrollen bei der Metamorphose übernehmen der 4. und ler letzte (ursprünglich 6.) Bogen (Fig. 654). Sie übertreffen bald ılle anderen Gefäße an Größe, und da sie dem Herzen am nächsten iegen, werden sie zu seinen beiden Hauptarterien, zum Aortenbogen ınd zum Pulmonalbogen. Eine wichtige Veränderung vollzieht ich an ihrem Ursprung aus dem Truncus arteriosus, wenn er durch lie schon früher (S. 662) erwähnte Entwicklung einer Scheidewand einer Länge nach geteilt wird. Dann bleibt der Aortenbogen (Fig. 655 ınd 658) mit dem aus der linken Kammer entspringenden Stamm (*d*) n Verbindung und erhält nur von der linken Kammer das Blut zugeführt. Er gibt auf beiden Seiten durch einen Seitenast, die Arteria ubclavia (Fig. 658 *i* u. *h*), Blut an die noch kleinen oberen Extremitäten Fig. 399 *oe*). Der Pulmonalbogen (Fig. 658 *n* u. 655 *P.b.*) dagegen bildet lie Fortsetzung der aus der rechten Kammer hervorgehenden Hälfte Fig. 658 *m*) des Truncus arteriosus. Somit hat sich die im Herzen angebahnte Scheidung in zwei getrennte Blutströme auch noch auf die ıächstgelegenen Gefäße fortgesetzt, doch nur eine kleine Strecke weit; lenn der 4. und der letzte Gefäßbogen der linken Körperseite (Fig. 658) rgießen ihr Blut noch gemeinsam in die Aorta communis, mit Ausnahme ines gewissen Quantums, das durch Nebenäste teils zum Kopf und ur oberen Extremität, teils zu den noch kleinen Lungen strömt.

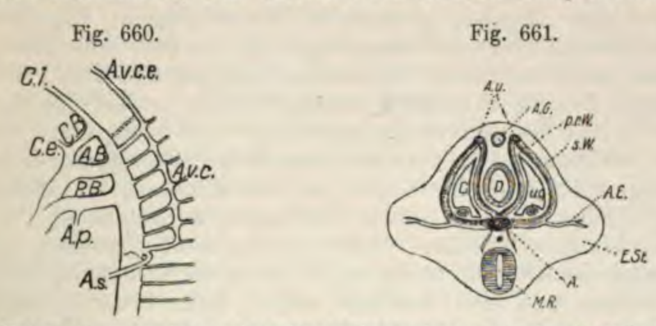


Fig. 660. **Entwicklung der Art. vertebralis des Kaninchens nach einer Profilkonstruktion.** Nach Hochstetter. *C.B* Carotidenbogen; *A.B* Aortenbogen; *P.B* Pulmonalbogen; *A.p* Art. pulmonalis; *A.s* Art. subclavia; *A.v.ce* Art. vertebralis cerebralis; *A.v.c* Art. vertebralis cervicalis; *C.e* und *C.i* Carotis ext. und int.

Fig. 661. **Entwicklung der aus der Arterie der hinteren Gliedmaßen entspringenden ekundären Wurzeln der Art. umbilicalis beim Kaninchen.** Schema von Hochstetter. *A* Aorta; *A.E* Arterien der hinteren Extremitätenanlage; *A.G* Allantoisgang; *C* Leibeshöhle; *D* Enddarm; *E,St* Extremitätenanlage; *A.u* Art. umbilicalis; *prW* und *W* primäre und sekundäre Wurzel der A. umbilicalis; *M.R* Medullarrohr; *ug* Urnierengang.

Der jetzt schon angebahnte Sonderungsprozeß im peripheren Gefäßgebiet wird später noch weiter fortgesetzt ınd führt schließlich zur Entstehung eines vollständig getrennten, großen und kleinen Blutkreislaufes. Das Ziel wird erreicht durch Verkümmerung einzelner Gefäßstrecken ınd Zunahme anderer.

Zunächst macht sich ein Übergewicht der linksseitigen über die echtsseitigen Gefäßbogen bemerkbar (Fig. 658). Jene werden immer weiter und größer, während die der rechten Seite immer unscheinbarer werden und schließlich streckenweise vollständig verkümmern. Sie erhalten sich bloß insoweit, als sie das Blut in die aus ihnen ent-

springenden Seitenäste führen, welche zum Kopf, zu den oberen Extremitäten und den Lungen gehen. Vom rechten Aortenbogen bleibt mithin bloß die Strecke erhalten, welche die rechte Carotis communis (*c*) und die rechte Subclavia ($i + l$) abgibt. Wir bezeichnen sein Anfangsstück als die Arteria anonyma brachiocephalica. Somit wäre jetzt das bleibende Verhältnis hergestellt. Der Rest des rechten 4. Gefäßbogens erscheint nur noch als ein Seitenast der Aorta (*e*), die auf der linken Körperhälfte einen Bogen bildet und hier als weitere Seitenäste die Carotis communis sin. (*c*) und Subclavia sin. (*h*) entsendet.

Vom letzten (6.) Gefäßbogen bildet sich der rechte Teil ebenfalls zurück bis auf die Strecke, welche das Blut zum rechten Lungenflügel leitet. Auf der linken Körperseite dagegen erhält sich der Pulmonalbogen noch längere Zeit und läßt hier einerseits das Blut zum linken Lungenflügel, andererseits durch den Ductus arteriosus Botalli (Fig. 658*n*) in die Aorta strömen. Nach der Geburt bildet sich der BOTALLIsche Gang gleichfalls zurück in Zusammenhang mit der Lungenatmung. Denn wenn sich die Lungen mit den ersten Atemzügen ausweiten, sind sie imstande, eine größere Quantität Blut in sich aufzunehmen. Die Folge ist, daß in den Ductus Botalli kein Blut mehr einströmt, und daß er sich in einen Bindegewebsstrang (Ligamentum Botalli) umwandelt, welcher eine Verbindung zwischen der Aorta und der Pulmonalis herstellt.

Außer den namhaft gemachten Rückbildungen vollziehen sich gleichzeitig noch Lageveränderungen an den großen, vom Herzen entspringenden Gefäßstämmen. Sie rücken zugleich mit dem Herzen aus der Halsgegend in die Brusthöhle herab. Hieraus erklärt sich der eigentümliche Verlauf des Nervus laryngeus inf. oder recurrens. Zur Zeit, wo der 4. Gefäßbogen nach vorn in seinem Bildungsgebiet am 4. Schlundbogen gelegen ist, gibt der Vagus an den Kehlkopf ein kleines Ästchen ab, welches, um zu seinem Endbezirk zu gelangen, von unten her den Gefäßbogen umfaßt. Wenn nun dieser nach abwärts wandert, so muß durch ihn der Nervus laryngeus bis in die Brusthöhle mit herabgezogen werden und eine Schlinge bilden, deren einer Schenkel sich auf der linken Seite um den Aortenbogen, auf der rechten um die Subclavia herumschlägt und in den zweiten Schenkel übergeht, welcher eine rückläufige Bewegung nach oben bis zu seinem Innervationsgebiet durchmacht.

Eine kurze Besprechung verlangen noch die Art. subclaviae und vertebrales. Wie die Untersuchungen HOCHSTETTERs festgestellt haben, entstehen sie durch Umbildung aus den segmentalen Arterien der Leibeswand, welche unter rechtem Winkel in jedem Rumpfsegment die Aortenwurzeln und die Aorta seitlich verlassen. Bei den Menschen und den Säugetieren entwickeln sich die Art. subclavia als ein Zweig der aus dem Aortenbogen entspringenden Arterie des 6. Cervicalsegmentes.

Die Art. vertebralis (Fig. 660) geht aus einer Anastomosenbildung hervor, durch welche in der Längsrichtung alle segmentalen Arterien des Cervicalgebietes untereinander verbunden werden. Die Längsanastomose passiert die Lücken zwischen den Querfortsätzen der sechs ersten Halswirbel und den ihnen anliegenden Rippenrudimenten, also Lücken, welche später zu den Foramina transversaria werden. Kopfwärts setzen sich die beiden Längsanastomosen, welche HOCHSTETTER als Art. vertebrales cervicales bezeichnet, in Gefäße fort, die Art. vertebrales cerebrales, welche unter dem Hirnstamm verlaufen und sich hier bald untereinander zur unpaaren Art. basilaris vereinigen.

Frühzeitig bilden sich alle kranial vor der Art. subclavia gelegenen, segmentalen Arterien zurück, und damit ist die Bildung der Art. vertebralis vollendet.

„Aber auch die Wurzeln der Arterien des 7. Cervical- und des 1. und 2. Thoracalsegmentes bilden sich zurück (Mensch, Kaninchen), nachdem sich die Art. intercostalis suprema, aus der Art. subclavia hervorsprossend, entwickelt hat. — Dagegen bleiben die übrigen segmentalen Arterien der Thoracalregion (Mensch, Kaninchen), sowie in der Regel die ersten (beim Menschen vier) segmentalen Arterien der Lendenregion erhalten" (HOCHSTETTER).

Die abgehandelten Entwicklungsprozesse werfen auch ein Licht auf eine Summe von Abnormitäten, die ziemlich häufig bei den großen Gefäßstämmen beobachtet werden. Ich werde von ihnen wenigstens zwei der wichtigsten Fälle anführen und erklären.

Zuweilen erhält sich im Bereich der 4. Schlundbogengefäße das ursprünglich symmetrische Verhältnis. Die Aorta teilt sich beim Erwachsenen in einen linken und einen rechten Gefäßbogen, welche das Blut in die unpaare Aorta hineinleiten. Aus jedem derselben entspringt, wie beim Embryo, für sich eine Carotis communis und eine Subclavia.

Eine andere Abnormität kommt dadurch zustande, daß sich der Aortenbogen, statt auf der linken Seite des Körpers, auf der rechten entwickelt, ein Verhältnis, welches in der Klasse der Vögel (Fig. 659) als normaler Befund angetroffen wird. Es hängt diese Mißbildung immer mit einer veränderten Lage der Brustorgane, einem Situs inversus viscerum, zusammen. — Von anderen Veränderungen im Bereiche des Arteriensystems ist vor allen Dingen noch die Umbildung der primitiven Aorten hervorzuheben. Wie bei den übrigen Wirbeltieren (Fig. 315 *ao*) werden auch beim Menschen eine linke und eine rechte Aorta angelegt. Sie rücken aber später dicht zusammen und verschmelzen untereinander. Hieraus erklärt sich wieder eine Abnormität, die allerdings sehr selten beim Menschen zur Beobachtung gekommen ist. Die Aorta ist in eine linke und eine rechte Hälfte durch eine Längsscheidewand zerlegt; es ist also der Verschmelzungsprozeß nicht bis zu Ende vollständig durchgeführt worden.

Über einige größere aus der Aorta des Menschen und der Säugetiere entspringende Gefäße, welche im vorhergehenden noch nicht erörtert wurden, liegen insbesondere die neueren Untersuchungen von HOCHSTETTER vor, aus denen ich das Wesentliche mit seinen eigenen Worten wiedergebe (Fig. 661):

„Die ursprüngliche einfache Arterie der Hintergliedmaßen (*A.E.*) geht höchstwahrscheinlich aus einer segmentalen Arterie des Lendengebietes hervor. Ursprünglich versorgt sie nur die Extremitätenanlage mit Blut, bald wird sie jedoch auch zum Ursprungsstamm für die Art. umbilicalis."

„Zuerst entspringen nämlich die beiden Art. umbilicales (*A.u.*) als selbständige ventrale Äste (*pr.w.*) aus der Aorta (*A*) und passieren das dorsale Darmgekröse, um sich an den Seiten des Enddarmes vorbei zur ventralen Leibeswand zu begeben und von hier aus neben dem Allantoisgang zur Placentaranlage zu gelangen. Frühzeitig jedoch schon bildet sich zwischen ihnen und den Wurzeln der Arterien der Hintergliedmaßen eine jederseits in der Leibeswand verlaufende Anastomose aus (*s.W.*). Indem sich nun diese so gebildeten anderen Wurzelstämme der Art. umbilicales rasch erweitern, verengern sich die primären

und schwinden schließlich vollständig. So kommt es, daß dann die Art. umbilicales und die Arterien der hinteren Gliedmaßen auf jeder Seite einen gemeinschaftlichen Ursprungsstamm besitzen."

In der ersten Hälfte der embryonalen Entwicklung übertreffen bald die Umbilicalarterien die Arterien der hinteren Gliedmaßen in ihrem Kaliber um ein Erhebliches. Denn die Placenta hat sich jetzt zu einem großen, blutreichen Ernährungsorgan des Embryos entwickelt, während die hinteren Gliedmaßen noch relativ klein sind. Es erscheinen dann die Art. iliacae internae und externae als unscheinbare Seitenäste der Umbilicalgefäße. In den späteren Monaten vor der Geburt erst beginnt sich dieser Unterschied mehr und mehr auszugleichen in demselben Maße, als die Extremitäten an Größe erheblich zunehmen.

Von der Abgangsstelle der beiden Nabelarterien an ist die Aorta schwächer geworden und erstreckt sich nun noch als ein unscheinbares Gefäß, als Aorta caudalis oder Sacralis media, bis zum Ende der Wirbelsäule.

Mit der Geburt tritt auch in diesem Abschnitt des Arteriensystems noch eine wichtige Veränderung ein. Mit der Ablösung der Nabelschnur können die Nabelarterien kein Blut mehr in sich aufnehmen, sie veröden daher mit Ausnahme ihres Anfangsstückes, welches die Arteria iliaca interna und externa als Seitenzweige abgegeben hat und nun als Art. iliaca communis bezeichnet wird. Aus den sich rückbildenden Gefäßbahnen aber gehen zwei Bindegewebsstränge hervor, die seitlichen Blasennabelbänder (Ligamenta vesico-umbilicalia lateralia), welche in der kleinen Beckenhöhle sich von der Art. iliaca interna abzweigen, an der Seitenwand nach vorn und dann links und rechts von der Blase zum Nabel ziehen.

4. Umwandlungen im Bereiche des Venensystems.

Auf dem schwierigen Gebiete, mit welchem wir uns in diesem Abschnitte zu beschäftigen haben, bilden die älteren, vortrefflichen Arbeiten von RATHKE und die neueren, verdienstlichen Untersuchungen von HIS und HOCHSTETTER die Grundlage unseres Wissens. Sie zeigen uns, daß bei den Säugetieren wie beim Menschen, mit deren Befunden wir uns hier allein beschäftigen wollen, ursprünglich alle Hauptstämme des Venensystems, mit Ausnahme der unteren Hohlvene, paarig und symmetrisch angelegt werden. Dies gilt sowohl für die Stämme, welche das Blut aus den Rumpfwandungen und vom Kopfe aufnehmen, als auch für die Venen des Darmrohres und der aus ihm entstandenen embryonalen Anhänge.

Was zunächst die Rumpfvenen betrifft, so sammelt sich das venöse Blut am Kopfe in den beiden Jugularvenen (V. cardinales anteriores (HOCHSTETTER, Fig. 651 *vj*, Fig. 663 A *j*, *je*, *ji* u. Fig. 664), welche dorsal von den Schlundspalten nach abwärts ziehen und sich in der Gegend des Herzens mit den Cardinalvenen (V. cardinales posteriores, HOCHSTETTER) verbinden (Fig. 651 *vca*, Fig. 663 A, *ca* u. Fig. 664). Diese steigen in entgegengesetzter Richtung von unten nach oben in der hinteren Rumpfwand empor und nehmen das Blut besonders aus den Urnieren in sich auf, an deren Dorsalseite sie verlaufen. Aus dem Zusammenfluß beider Venen entstehen die CUVIERschen Gänge (Fig. 651, 663 A, *dc* u. Fig. 664), aus denen sich später die beiden oberen Hohlvenen entwickeln. Eine derartige symmetrische Anordnung zeigt das Rumpfvenensystem zeitlebens bei den Fischen.

Die CUVIERschen Gänge liegen auf den frühesten Stadien eine Strecke weit in der Seitenwand des primitiven Herzbeutels, wo sie vom Rücken zur Vorderwand des Rumpfes herabziehen (Fig. 651 *dc*); hier angelangt, treten sie, um den Vorhof des Herzens zu erreichen, in das Septum transversum ein (Mesocardium laterale KÖLLIKERS). Dieses wichtige embryonale Gebilde stellt einen Sammelpunkt für alle in das Herz einmündenden Venenstämme dar. In ihm gesellen sich zu den CUVIERschen Gängen auch noch die Eingeweidevenen hinzu (Fig. 650 *V.om* u. *Vu*, Fig. 651 *dv* u. *nv* und Fig. 662 *V.om*, *V.u.*), die paarigen Dotter und Nabelvenen, und verbinden sich untereinander zu dem gemeinsamen Venensinus, der schon bei der Entwicklung des Herzens (S. 658) erwähnt wurde und unmittelbar zwischen Vorhof und Septum transversum gelegen ist. Diese ursprüngliche symmetrische Anordnung der Hauptvenenstämme zeigt auch das Schema der Fig. 663 A.



Fig. 662. *V.c.a* Vena cardinalis ant. oder Jugularvene; *V.c.p* Vena cardinalis post.; *V.o.m* Vena omphalo-mesenterica; *V.u* Vena umbilicalis. Nach HOCHSTETTER.

Die beiden Dottervenen (Venae omphalo-mesentericae) (Fig. 662 *V.om.*) führen das Blut aus dem Dottersack zurück; sie sind die beiden ältesten und stärksten Venenstämme des Körpers, werden aber in

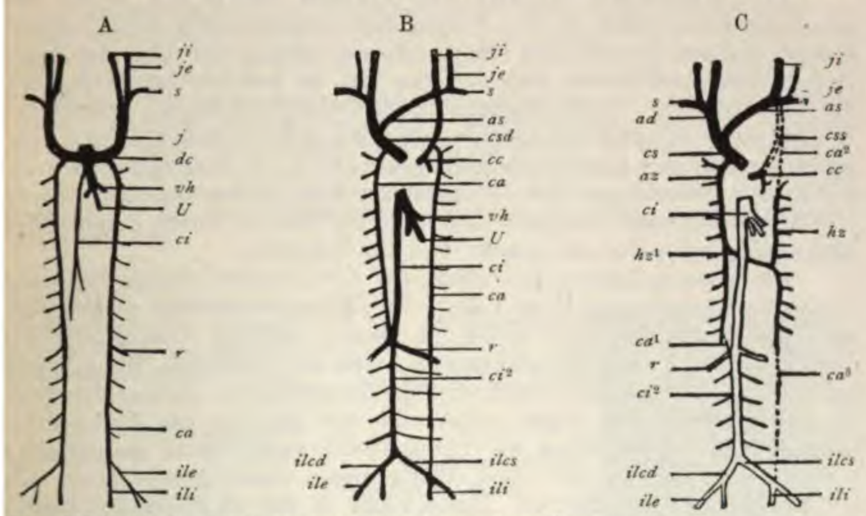


Fig. 663 A, B, C. **Schemata zur Entwicklung des Körpervenensystems.** *dc* Ductus Cuvieri; *j* Vena jugularis communis; *je*, *ji* Vena jugularis externa, interna; *s* V. subclavia; *vh* V. hepatica revehens; *U* V. umbilicalis; *ci* (ci^2) V. cava inferior; *ca* (ca^1, ca^2, ca^3) V. cardinalis; *ilcd*, *ilcs* V. iliaca communis dextr. und sinistra; *ad*, *as* V. anonyma brachiocephalica dextra und sinistra; *cs* V. cava superior; *css* verkümmertes Stück der V. cava superior sinistra; *cc* V. coronaria cordis; *az* V. azygos; *hz* (hz^1) V. hemiazygos; *ile* V. iliaca externa; *ili* V. iliaca interna; *r* V. renalis.

demselben Maße unscheinbarer, als der Dottersack zum Nabelbläschen einschrumpft. Sie laufen nahe beieinander am Darmrohr entlang und kommen seitlich von Duodenum und Magen zu liegen, wo sie schon frühzeitig durch quere Anastomosen verbunden werden.

Auch die Nabelvenen (Venae umbilicales) (Fig. 662 *V.u.*) sind ursprünglich doppelt. Anfangs sehr klein, werden sie später im Gegen-

Bau zum Einm…
die Nabelvenen an…
Fig. 656 (Fig. eingebett…
transversum und den Venens…

… Stämme wird die …
Sie tritt von Anfang an
beim Kaninchen am …
der Aorta im Gewebe zwischen
… sich kaudalwärts mit der Ka…
… Am Herzen mündet sie in den …
… des Venensystems (Fig. 663 A u. …
… beim Menschen abzuleiten. Hier
… wandlungen in den Vordergrund: 1. Die Ven…
… sinus direkt in den Herzvorhof ein. 2.
… im Gebiet der CUVIERschen Gänge, d…
… macht einer asymmetrischen Anordn…
… oder Verkümmerung einiger Hauptstämm…
… der Leber bildet sich ein besonderer Pfor…

… genannte Umwandlung vollzieht sich in der …
… selbst in den Vorhof mit aufgenommen wir…
… eptum transversum eingeschlossen, hebt er sich über
… derselben hervor, löst sich von ihm ab und kommt a…
… in die vordere Rumpfhöhle zu liegen. Schließlich v…
… ständig mit dem Herzen und bildet den glatten Bezirk de…
… welcher der Kammmuskeln entbehrt … In ihm finde…
… Mündungen … der späte…
… venen und eine … unten k…
… weidevenen …

Die Umwandlung … Gänge
mit einer Veränderung … von oben na…
wird ein stetiges … der Venens…
dem Niveau des … lichen Ru…
nach innen … seröse …
als eine … des He…
beiträgt … alfalte be…
wurde … wächst, ge…
CUVIERschen … das Mediastinu…
und … zu liegen.
ihr … immer mehr d…
… Ursache (Fi…
… und nament…
… weit vor…
… Konkurre…
… des Blut…
… Gliedmaßen
… ein. Info…
… Einmündung der
… CUVIERschen
… bezeichnet (Fig

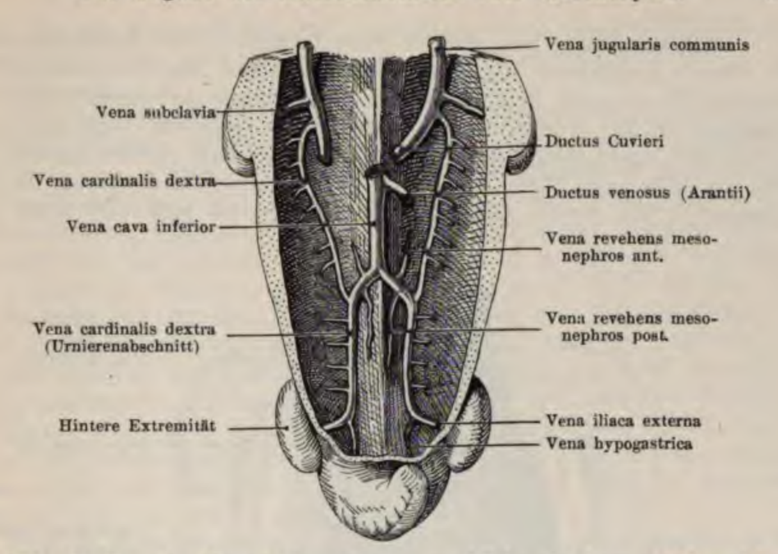


Fig. 664. **Stadium des Venensystems eines menschlichen Embryo, welches sich an das in den Fig. 650 und 651 dargestellte Stadium anschließt und die Entwicklung der Vena cava superior und inferior erläutert.** Nach Kollmann.

Im Brustabschnitt des Rumpfes sind die beiden Ductus Cuvieri vorhanden, welche getrennt in das Herz einmünden. Sie werden später zu den zwei Venae cavae superiores, einer dextra und einer sinistra. Sie nehmen von den oberen Extremitäten die Venae subclaviae auf und von der unteren Rumpfhälfte die beiden Venae cardinales. Von der Vena cava inferior besteht nur die obere Hälfte als unpaares Gefäß, mit der sich dicht am Herzen der Ductus venosus Arantii verbindet; ihr unteres Ende hängt durch eine linke und eine rechte Anastomose, in welche die Venae revehens mesonephros ant. u. post. einmündet, mit den unteren Abschnitten der beiden Kardinalvenen zusammen. In diese ergießen sich die Vena iliaca externa und Vena hypogastrica, die entsprechend der geringen Größe der hinteren Extremitäten noch unscheinbar sind.

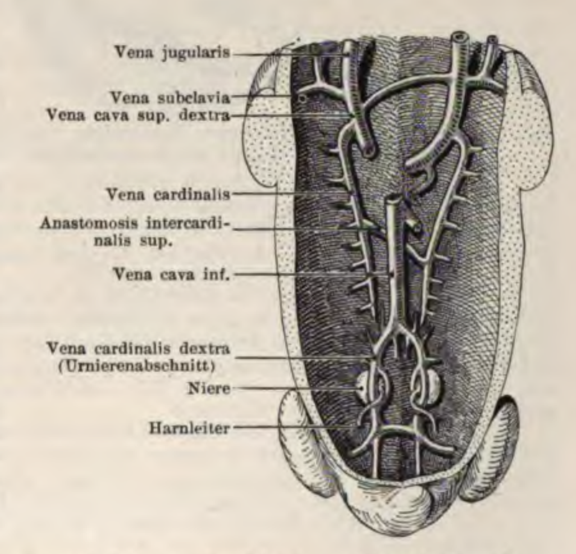


Fig. 665. **Stadium der Venenentwicklung, welches auf das in Fig. 664 abgebildete Stadium folgt.** Nach Kollmann.

Drei wichtige Queranastomosen sind zwischen den linken und rechten Längsstamm des Venensystems entstanden: 1. zwischen den beiden Ductus Cuvieri oder den Venae cavae sup.; 2. die Anastomosis intercardinalis infer. zwischen den unteren Enden der beiden Venae cardinales oberhalb der Einmündung der Vena iliaca; 3. die Anastomosis intercardinalis superior im Brustabschnitt des Rumpfes zwischen den oberen Hälften der beiden Kardinalvenen.

Durch die drei Anastomosen wird der venöse Blutstrom allmählich mehr aus der linken in die rechte Körperhälfte übergeleitet und dadurch die spätere Asymmetrie im Verlauf der Hauptvenenstämme angebahnt. *n* Niere; *ur* Ureter.

Zwischen linker und rechter Seite besteht in der Verlaufsrichtung der oberen Hohlvenen ein Unterschied, welcher, wie GEGENBAUR hervorhebt, für die sich beim Menschen ausbildende Asymmetrie die Veranlassung wird. Während die rechte, obere Hohlvene (Fig. 663 B, *csd* u. Fig. 665) mehr gerade von oben nach unten zum Herzen herabsteigt, muß die linke (Fig. 663 *C.css* u. Fig. 665) einen etwas längeren Weg beschreiben. Mit ihrem Endabschnitt krümmt sie sich von links nach

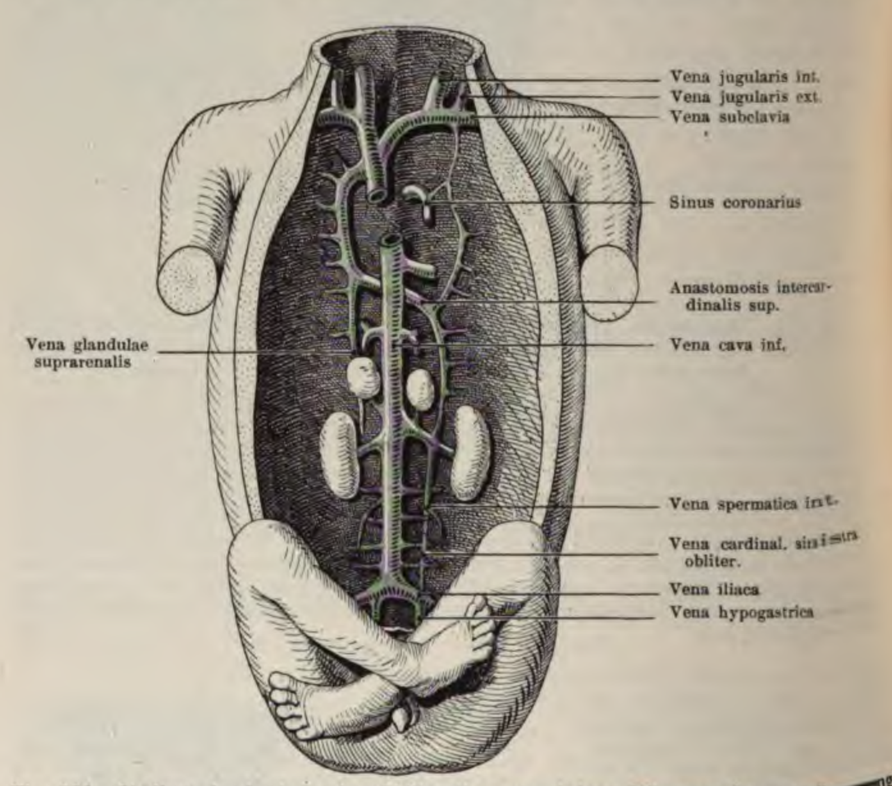


Fig. 666. **Stadium der beginnenden Obliteration von einigen Stämmen der ursprünglich paarigen Anlage des Venensystems.** Nach KOLLMANN.

Die Vena cava sup. sin. bildet sich zurück und schwindet später ganz auf der mit punktierten Linien angegebenen Strecke. Durch die schon in Fig. 665 abgebildete Queranastomose wird das Blut der linken oberen Körperhälfte in die rechte Vena cava sup. übergeleitet. Die Anastomose wird zur Vena anonyma sinistra, welche die Vena ingul. sin. und V. subclavia sin. aufnimmt.

Nur der in das Herzfleisch eingebettete Abschnitt der ursprünglichen Vena cava sup. sin. erhält sich als Sinus coronarius cordis, weil er die Herzvenen aufnimmt. Aus dem vorderen Abschnitt der Kardinalvenen ist jetzt die Vena azygos und hemiazygos entstanden, von denen die letztere nach Obliteration der Vena cava sup. sin. ihr Blut durch die in Fig. 665 beschriebene Anastomosis intercardinalis superior in die Vena azygos überleitet.

Der untere Abschnitt der linken Kardinalvene beginnt sich, soweit es durch punktierte Linien angegeben ist, ganz zurückzubilden, während auf der rechten Körperseite aus ihm der untere Teil der Vena cava infer. entstanden ist und jetzt die direkte Fortsetzung ihres vorderen Teiles bildet (vgl. Fig. 665 mit 666).

Die in Fig. 665 beschriebene Anastomosis intercardinalis infer. wird zur Vena iliaca communis sin.

Von dem unteren Abschnitt der linken Kardinalvenen erhält sich ein kleineres Stück als oberes Ende der Vena spermatica sinistra, deren Einmündung in die linke Vena renalis auf diese Weise seine entwicklungsgeschichtliche Erklärung findet.

rechts um die hintere Wand des Vorhofs, wo sie in die Kranzfurche eingebettet wird und noch das Blut aus den Kranzvenen (Fig. 663 *cc*) des Herzens aufnimmt.

Bei den Reptilien, Vögeln und vielen Säugetieren erhält sich ein derartiges Stadium mit zwei oberen Hohlvenen dauernd, beim Menschen besteht es nur in den ersten Monaten. Dann kommt es zu einer teilweisen Rückbildung der linken oberen Hohlvene. Eingeleitet wird die Rückbildung dadurch, daß sich zwischen dem linken und dem rechten Stamme eine quere Anastomose (Fig. 663 B, *as* u. Fig. 665) ausbildet. Diese führt das Blut von der linken auf die rechte Seite herüber, wo die Bedingungen für den Rückfluß des Blutes zum Herzen günstigere sind. Infolgedessen wird der Endabschnitt der rechten Hohlvene bedeutend stärker, der Endabschnitt der linken dagegen in demselben Grade schwächer. Schließlich tritt hier eine vollständige Verödung der Blutbahn ein (Fig. 663 C, *css* u. Fig. 666) bis auf den in der Kranzfurche eingeschlossenen Teil (Fig. 663 C, *cc* u. Fig. 666 Sin. coron.). Dieser erhält sich offen, da ihm die Herzvenen Blut zuführen, und wird jetzt als Sinus coronarius unterschieden.

Ein in mancher Beziehung ähnlicher Vorgang wiederholt sich bei den Kardinalvenen (Fig. 663 A, *ca* u. Fig. 664). Dieselben sammeln das Blut aus den Urnieren und der hinteren Rumpfwand, aus der Beckenhöhle und aus den hinteren Extremitäten. Aus der Beckenhöhle nehmen sie die Venae hypogastricae (Fig. 663 *ili*) und von den Extremitäten die V. iliacae externae (*ile*) und ihre Fortsetzung, die V. crurales, auf. Auf diese Weise sind die Kardinalvenen ursprünglich, wie bei den Fischen, die Hauptsammelstämme der unteren Rumpfhälfte. In der Folgezeit aber verlieren sie an Bedeutung, indem an ihrer Stelle die untere Hohlvene zum Hauptsammelstamm wird.

Die Entwicklung der unteren Hohlvene ist erst in den letzten Jahren durch Hochstetter aufgeklärt worden. Nach seinen Untersuchungen hat man an derselben zwei Strecken zu unterscheiden, welche ihrem Ursprung nach verschieden sind, eine kürzere, vordere, und eine längere, hintere Strecke. Erstere tritt, wie schon erwähnt, als ein unscheinbares Gefäß rechterseits von der Aorta im Gewebe zwischen beiden Urnieren auf (Fig. 663 A u. B, *ci*), letztere dagegen entwickelt sich später aus dem hinteren Abschnitt der rechten Kardinalvene (Fig. 663 B, ci^2). Es verbindet sich nämlich der vorn selbständig entstandene Teil der unteren Hohlvene bald nach seiner Anlage in der Gegend der Vena renalis (*r*) durch mächtige Queranastomosen mit den hinteren Abschnitten der beiden Kardinalvenen. Infolge dieses vergrößerten Zuflußgebietes nimmt er bald an Weite zu, und da er günstigere Bedingungen für die Ableitung des Blutes aus der unteren Körperhälfte als der obere Abschnitt der Kardinalvenen darbietet, wird er endlich die Hauptbahn. (Man vergleiche bei der Beschreibung dieses Stadiums und der späteren außer den Schemata Fig. 663 A—C auch die Fig. 664—666.)

Wenn das bis jetzt beschriebene Stadium zum bleibenden Zustand würde (Fig. 663 B u. 665), so würden wir eine untere Hohlvene erhalten, die in der Gegend der Nierenvenen (*r*) sich in zwei Parallelstämme gabelt, die zu beiden Seiten der Aorta zum Becken herabsteigen. Wie bekannt, finden sich solche Fälle bei einigen Säugetieren (Echidna, Edentaten, Cetaceen, Hochstetter); sie werden aber auch beim Menschen als Varietäten des Venensystems beobachtet; sie lassen sich von

dem eben beschriebenen Entwicklungsstadium als Hemmungsbildungen herleiten. Sie kommen aber nur selten zur Beobachtung; denn beim normalen Verlauf der Entwicklung bildet sich frühzeitig eine Asymmetrie zwischen den unteren Abschnitten der beiden Kardinalvenen aus, von dem Augenblick, wo diese sich mit der Anfangsbahn der unteren Hohlvene durch Anastomosen verbunden haben. Der rechte Abschnitt erhält nämlich das Übergewicht, erweitert sich und bleibt schließlich allein bestehen (Fig. 663 B u. C und Fig. 666), während der linke im Wachstum zurückbleibt und eingeht. Es erklärt sich dies aus zwei Verhältnissen. Einmal liegt die rechte Kardinalvene (Fig. 663 ci^2) mehr in der direkten Verlängerung der unteren Hohlvene, als es bei der linken der Fall ist, und befindet sich auf diese Weise unter günstigeren Bedingungen; zweitens bildet sich in der Beckengegend zwischen beiden Kardinalvenen eine Anastomose aus (*ilcs*), welche das Blut der linken V. hypogastrica und der linken V. iliaca externa und cruralis auf die rechte Seite überleitet (Fig. 665). Durch diese Anastomose, welche zur Vena iliaca communis sinistra wird, wird das zwischen Nierenvene und Becken gelegene Stück der linken Kardinalvene (Fig. 663 C, ca^3) außer Funktion gesetzt und verfällt mit der Rückbildung der Urniere gleichfalls dem Untergang. Die rechte Kardinalvene ist nun eine Strecke weit zur direkten Fortsetzung der unteren Hohlvene geworden, und zwar liefert sie den Abschnitt, welcher zwischen der Nierenvene und der Teilung in die Venae iliacae communes gelegen ist (Fig. 663 B u. C, ci^2).

Während der Bauchteil der linken Kardinalvene (Fig. 663 C, ca^3) eingeht und der entsprechende Abschnitt von der rechten Kardinalvene das untere Stück der unteren Hohlvene (ci^2) wird, bleiben ihre Brustteile in reduzierter Form bestehen; denn sie nehmen aus den Interkostalräumen das Blut auf (Fig. 663 B, *ca* u. Fig. 665). Hier ist jetzt noch eine letzte Metamorphose nachzutragen, durch welche ebenfalls eine Asymmetrie zwischen beiden Körperhälften herbeigeführt wird. Im Brustteil des Körpers werden die ursprünglichen Zirkulationsverhältnisse durch die Rückbildung der linken, oberen Hohlvene verändert (Fig. 663 C, *css*). Der direkte Abfluß der linken Kardinalvene zum Vorhof wird erschwert und hört schließlich unter Rückbildung der als ca^2 bezeichneten Wegstrecke ganz auf. Währenddem nimmt eine Anastomose (hz^1), die sich in querer Richtung vor der Wirbelsäule und hinter der Aorta zwischen den entsprechenden, beiderseitigen Gefäßen gebildet hat, das Blut der linken Körperhälfte auf und leitet es auf die rechte über. Auf diese Weise wird der Brustteil der linken Kardinalvene und ihre Anastomose zur linken Vena hemiazygos (*hz* u. hz^1); die rechte an Stärke überwiegende Kardinalvene wird zur Azygos (*az*). (Vergl. Fig. 665 u. 666, Anastomosis intercardinalis sup.)

Somit ist nach vielen Umwegen der bleibende Zustand im Bereich des Rumpfvenensystems mit seiner Asymmetrie und seinem Übergewicht der Venenstämme in der rechten Körperhälfte erreicht.

Eine dritte Reihe von Umwandlungen, die wir jetzt noch in das Auge zu fassen haben, betrifft die Entwicklung des Leberkreislaufs bei dem Menschen und den Säugetieren.

Der Leberkreislauf erhält sein Blut auf verschiedenen Stadien der Entwicklung aus wechselnden Quellen, eine Zeitlang aus den Dottervenen (V. omphalo-mesentericae), während einer zweiten Periode aus der Nabelvene und nach der Geburt endlich wieder aus den Darmvenen, aus der Pfortader. Dieser dreifache Wechsel findet seine Er-

klärung in den Wachstumsverhältnissen der Leber, des Dottersacks und der Placenta. Solange die Leber klein ist, genügt das vom Dottersack kommende Blut zu ihrer Ernährung. Wenn sie sich dann aber in sehr beträchtlicher Weise vergrößert, während der Dottersack im Gegenteil verkümmert, müssen andere Blutbahnen, jetzt die Nabelvenen, Ersatz schaffen. Wenn schließlich der Placentarkreislauf mit der Geburt aufhört, können die Venenstämme des Darmkanals, die mittlerweile sehr ansehnlich geworden sind, den Bedarf decken.

Diese Gesichtspunkte sind im Auge zu behalten, um die wechselnden Zirkulationsverhältnisse in der Leber und die tiefgreifenden Veränderungen zu verstehen, denen die zur Leber in Beziehung tretenden Venenstämme, die Dotter- und Nabelvenen und die Pfortader, bei der wechselnden Blutzufuhr naturgemäß unterworfen sind.

Fig. 667. Fig. 668.

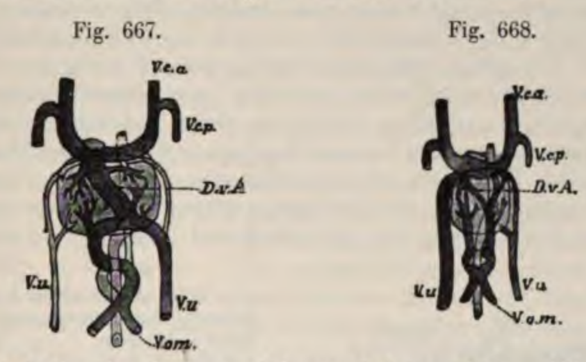


Fig. 667. **Verhalten der Venae omphalomesentericae und V. umbilicales zu Darm und Leber bei einem Kaninchenembryo vom Beginn des 12. Tages.** Schema nach HOCHSTETTER. *D.v.A* Ductus venosus Arantii; *V.c.a* und *V.c.p.* Vena cardinalis ant. und post.; *V.u.* Vena umbilicalis; *V.o.m.* Vena omphalomesenterica.

Fig. 668. **Schema der Entwicklung des Lebervenensystems der Säuger.** Nach HOCHSTETTER. Die zugrunde gegangenen Abschnitte der V. omphalomesentericae und V. umbilicales sind licht gehalten. Bezeichnungen wie in Fig. 667.

Wenn die Lebergänge aus dem Duodenum in das ventrale Darmgekröse und Septum transversum hineinwachsen und Sprosse treiben, umfassen sie die beiden am Darm verlaufenden Dottervenen, die an dieser Stelle durch zwei ringförmige, das Duodenum umgebende Queranastomosen (Sinus annularis, HIS) zusammenhängen (Fig. 651 *dv*). An diesen beiden venösen Ringen schwindet von dem nach hinten gelegenen der rechte Schenkel, von dem dicht davor gelegenen Ring der linke Schenkel, wie ebenfalls HIS zuerst bei menschlichen Embryonen nachgewiesen hat, und wie die beiden für Kaninchenembryonen von HOCHSTETTER entworfenen Schemata (Fig. 667 u. 668) klar erkennen lassen. Infolgedessen ist jetzt aus den paarigen Gefäßen ein einfaches Endstück der Venae omphalomesentericae entstanden, das in spiraligem Verlauf den Darm umgreift. Es nimmt in der Gegend des Pankreas die V. mesenterica auf. In die sich entwickelnde Lebersubstanz werden von der dicht vorbeiziehenden V. omphalomesenterica Seitenzweige (Venae hepaticae advehentes) abgegeben; sie werden, je mehr sich die Leber vergrößert, um so ansehnlicher und lösen sich (Fig. 438) zwischen dem Netzwerk der Leberzylinder (*lc*) in ein Kapillarnetz (*g*) auf, aus welchem sich am dorsalen Rande der Leber wieder stärkere, ableitende

Gefäße (Venae hepaticae revehentes) sammeln und das Blut in das am Vorhof einmündende Endstück der Dottervenen zurückführen. Infolgedessen wird die zwischen den Venae hepaticae advehentes und revehentes gelegene Bahn der Dottervene immer unscheinbarer und verödet schließlich ganz, indem alles Blut vom Dottersack für den Leberkreislauf verwendet wird. Es vollzieht sich hier im großen derselbe Prozeß wie bei den kiemenatmenden Wirbeltieren an den Gefäßen der Schlundbogen, die auch mit der Entstehung der Kiemenblättchen in Kiemenarterien, Kiemenvenen und ein dazwischen geschaltetes Kapillarnetz aufgelöst werden.

Schon frühzeitig nehmen die zwei Nabelvenen am Leberkreislauf teil. Sie verlaufen von der Nabelschnur an ursprünglich in der vorderen Bauchwand (Fig. 650 *Vu*), aus welcher sie Seitenzweige beziehen und treten dann über der Leberanlage in den Venensinus (*Sr*). Sie schlagen somit einen ganz anderen Weg ein als später, wo sich das Endstück der Nabelvene unter der Leber vorfindet. Nach HIS findet die Verlegung ihrer Bahn in folgender Weise statt: Die rechte Nabelvene verkümmert teilweise (wie auch beim Hühnerembryo, S. 653) und wird, soweit sie erhalten bleibt, zu einer Bauchdeckenvene. Die linke Nabelvene dagegen gibt am Septum transversum Anastomosen zu benachbarten Venen ab, von welchen eine sich unter der Leber zum kranialen Ringsinus der Dottervenen begibt und dadurch einen Teil des Placentarblutes in den Leberkreislauf überleitet. Da bei ihrem

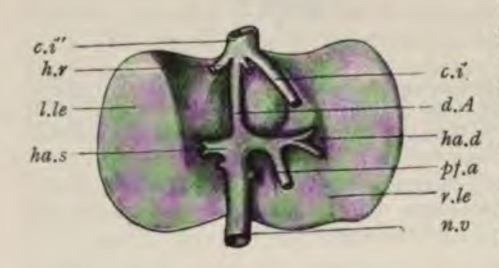


Fig. 669. **Leber eines 8 monatlichen menschlichen Embryos von der unteren Fläche gesehen.** Aus GEGENBAUR. *l.le* linker Leberlappen; *r.le* rechter Leberlappen; *n.v* Nabelvene; *d.A* Ductus venosus Arantii; *pf.a* Pfortader; *ha.s*, *ha.d* Vena hepatica advehens sinistra und dextra; *h.r* Vena hepatica revehens; *c.i* Cava inferior; *c.i'* Endstück der Cava inferior, welches die Venae hepaticae revehentes (*hr*) aufnimmt.

raschen Wachstum die Leber einer großen Blutzufuhr bedarf, wird bald die Anastomose zur Hauptbahn und nimmt schließlich unter Verkümmerung der ursprünglichen Strecke alles Nabelvenenblut auf. Dieses zirkuliert, mit dem Blut des Dottersacks gemischt, in den von den Dottervenen aus entwickelten Bahnen, in den Venae hepaticae advehentes und revehentes durch die Leber; es fließt darauf in den Vorhof durch das Endstück der Dottervene. Dieses nimmt auch die untere Hohlvene, welche zu dieser Zeit noch unscheinbar ist, in sich auf und kann daher schon jetzt, im Hinblick auf die fertigen Zustände, als Herzende der unteren Hohlvene bezeichnet werden.

Während einer kurzen Periode muß alles Placentarblut, um zum Herzen zu gelangen, erst den Leberkreislauf durchmachen. Ein direkter Abfluß zur unteren Hohlvene durch den Ductus venosus Arantii existiert noch nicht. Ein solcher aber wird von dem Moment an notwendig werden, wo durch das Wachstum des Embryos und der Placenta das Nabelvenenblut an Menge so zugenommen hat, daß der Leberkreislauf es nicht zu fassen vermag. Dann entwickelt sich aus Anastomosen eine

direktere Zweigbahn, der Ductus venosus Arantii (Fig. 669 *d.A*) zwischen Nabel- (*n.v*) und unterer Hohlvene (*c.i''*) an der unteren Fläche der Leber. Es tritt so das Verhältnis ein, welches bis zur Geburt bestehen bleibt: an der Leberpforte teilt sich das Placentarblut (*nv*) in zwei Ströme. Der eine Strom geht direkt durch den Ductus venosus Arantii (*d.A*) in die untere Hohlvene (*c.i''*); der andere Strom macht den Umweg durch die Venae hepaticae advehentes (*ha.s* und *ha.d*) in die Leber; er vermischt sich hier mit dem der Leber durch die Dottervene (*pf.a*) zugeführten Blut des Dottersacks und des inzwischen vergrößerten Darmkanals und gelangt schließlich durch die Venae hepaticae revehentes (*hr*) gleichfalls in die untere Hohlvene (*c.i''*).

Über die Entwicklung der Pfortader ist jetzt noch einiges nachzutragen. Sie ist in der Fig. 669 als ein unpaares Gefäß (*pf.a*) zu sehen. Sie mündet in die rechte zuführende Lebervene ein, bezieht ihre Ursprungswurzeln aus dem Gebiet des Darmkanals und führt von ihm das Venenblut in den rechten Leberlappen hinein. Ihre Entstehung leitet sich von den beiden primitiven Dottervenen her.

Nach der Darstellung von His verschmelzen die beiden Dottervenen auf der Strecke, wo sie dicht nebeneinander am Darmkanal hinlaufen; auf der Strecke dagegen, wo sie zur Leber treten und durch zwei ringförmige, das Duodenum umgreifende Anastomosen zusammenhängen, wie schon auf S. 683 beschrieben wurde, entsteht ein unpaarer Stamm dadurch, daß vom unteren Ring die rechte, vom oberen die linke Hälfte verkümmert. Die so entstandene Pfortader läuft daher erst links um das Duodenum nach hinten herum und kommt dann an seiner rechten Seite hervor. Sie bezieht ihr Blut teils von dem Dottersack, teils von dem Darmkanal durch die Vena mesenterica. Die erste Quelle versiegt später mit der Rückbildung des Dottersacks, die andere aber wird immer ergiebiger mit der Vergrößerung des Darmes, des Pankreas und der Milz und führt in den letzten Monaten der Schwangerschaft einen starken Strom der Leber zu.

Die Veränderungen, welche zur Zeit der Geburt noch eintreten, sind leicht zu verstehen (Fig. 669). Mit der Ablösung der Nachgeburt hört der Placentarkreislauf auf. Die Nabelvene (*nv*) führt kein Blut mehr der Leber zu. Ihre Strecke vom Nabel bis zur Leberpforte verödet und geht in ein faseriges Band (das Ligamentum hepatoumbilicale oder L. teres hepatis) über. Desgleichen liefert der Ductus Arantii (*d.A*) das bekannte, in der linken Sagittalfurche eingeschlossene Band (Ligamentum venosum). Die linke und rechte Vena hepatica advehens (*ha.s* und *ha.d*) erhalten nun wieder ihr Blut, wie es am ersten Anfang der Entwicklung der Fall war, vom Darmkanal durch die Pfortader (*pf.a*).

Nachdem wir mit den morphologischen Vorgängen im einzelnen bekannt geworden sind, schließe ich den Abschnitt über das Gefäßsystem mit einer kurzen Skizze des embryonalen Blutkreislaufes vor der Geburt. Für ihn ist charakteristisch, daß noch keine Scheidung in zwei gesonderte Kreisläufe, in den großen oder Körperkreislauf und in den kleinen oder Lungenkreislauf, erfolgt ist, daß ferner in den meisten Gefäßen weder rein arterielles noch rein venöses, sondern gemischtes Blut zirkuliert. Rein arterielles Blut enthält nur die von der Placenta herkommende Nabelvene, von der aus wir den Kreislauf verfolgen wollen.

An der Leber angelangt, teilt sich der Strom der Nabelvene in zwei Arme. Ein Strom geht direkt durch den Ductus Arantii in die

untere Hohlvene und mischt sich hier mit dem venösen Blut, welches von den hinteren Extremitäten und den Nieren zum Herzen zurückfließt. Der andere Strom geht durch die Leber, wo sich ihm das venöse, vom Darm herrührende Blut der Pfortader zugesellt, und gelangt auf diesem Umweg durch die Venae hepaticae revehentes gleichfalls in die untere Hohlvene. Aus ihr fließt das gemischte Blut in den rechten Vorhof, wird aber infolge der Stellung der EUSTACHIschen Klappe und da das ovale Loch noch offen ist, durch dieses in den linken Vorhof zum größten Teil übergeleitet. Der andere, kleinere Teil vermischt sich wieder mit dem venösen Blut, welches die obere Hohlvene vom Kopf von den oberen Extremitäten und durch die V. azygos von den Rumpfwandungen gesammelt hat, und wird in die rechte Kammer, von hier in die Pulmonalis getrieben. Diese gibt einen Teil ihres stark venösen Blutes an die Lungen, den anderen Teil durch den Ductus Botalli an die Aorta ab, wo er sich dem aus der linken Kammer kommenden Strom, der mehr arteriell ist, hinzugesellt.

Das Blut der linken Kammer rührt besonders aus der unteren Hohlvene her, zum kleineren Teil aus den Lungen, welche ihr Blut, das zu dieser Zeit venös ist, in den linken Vorhof ergießen. Es wird in den Aortenbogen getrieben und teils durch seine Seitenäste an den Kopf und die oberen Gliedmaßen (Carotis communis, Subclavia) abgegeben, teils nach abwärts in die Aorta descendens weitergeleitet, wo sich mit ihm der venösere Blutstrom aus dem BOTTALLIschen Gang von der rechten Herzkammer vereinigt. Das gemischte Blut wird an den Darmkanal und die unteren Gliedmaßen verteilt, hauptsächlich aber gelangt es durch die beiden Nabelarterien in die Placenta, wo es wieder arteriell gemacht wird.

In der Verteilung des Blutes in dem vorderen und in dem hinteren Körperabschnitt ist ein beachtenswerter Unterschied leicht zu erkennen. Der erstere erhält durch die Carotis und Subclavia ein arterielleres Blut zugeführt als der letztere, da sich dem Strom in der Aorta descendens noch das venösere Blut der rechten Kammer durch den BOTALLIschen Gang hinzugesellt. Namentlich in der Mitte der Schwangerschaft ist dieser Unterschied bedeutend. Man hat hierauf das raschere Wachstum des oberen Körperteils im Vergleich zum unteren zurückzuführen versucht.

Wie die Skizze gezeigt hat, findet überall eine Vermischung verschiedener Blutarten statt; sie ist freilich in den einzelnen Monaten des embryonalen Lebens keine gleichmäßige, da ja die einzelnen Organe ihre Größe in ungleicher Weise verändern, und da namentlich die Lungen später mehr Blut aufzunehmen imstande sind, da ferner das ovale Loch und der BOTALLIsche Gang in den letzten Monaten enger werden. Infolge dieser Momente gelangt schon vor der Geburt weniger Blut aus der unteren Hohlvene in den linken Vorhof und ebenso weniger Blut aus der Pulmonalarterie in die absteigende Aorta, als es in früheren Monaten der Fall war. So wird allmählich gegen das Ende der Schwangerschaft eine Scheidung in ein linkes und ein rechtes Herz mit ihren getrennten Blutbahnen eingeleitet (HASSE). Vollständig aber wird sie fast mit einem Schlag erst infolge der Geburt.

Große Veränderungen werden jetzt herbeigeführt durch den Eintritt der Lungenatmung und durch den Wegfall des Placentarkreislaufes. Beide Momente wirken zusammen dahin, daß der Blutdruck

im linken Herzen erhöht, im rechten Herzen herabgesetzt wird. Herabgesetzt wird der Blutdruck, da aus der Nabelvene kein Blut mehr in den rechten Vorhof einströmt und da die rechte Kammer an die sich ausweitende Lunge mehr Blut abgeben muß. Infolgedessen schließt sich der BOTALLIsche Gang (Fig. 658 *n*) und wird dann zum gleichnamigen Band (Ligamentum Botalli) umgewandelt. Da ferner aus der Lunge mehr Blut jetzt in den linken Vorhof strömt, steigt in diesem der Druck, und da er im rechten Vorhof gleichzeitig sinkt, kommt es infolge der besonderen Klappenvorrichtungen zum Verschluß des ovalen Loches. Es legt sich nämlich die Valvula foraminis ovalis mit ihren Rändern an den Limbus Vieussenii fest an und verwächst mit ihm.

Durch den Verschluß des ovalen Loches und des BOTALLIschen Ganges ist die vor der Geburt schon angebahnte Scheidung in einen großen Körperkreislauf und einen kleinen Lungenkreislauf vollendet.

Wenn die Entstehung des Blutgefäßsystems den Embryologen viele Schwierigkeiten bei der Untersuchung bereitet, so ist dies noch viel mehr bei den Lymphgefäßen der Fall. Nach neueren Untersuchungen, an denen sich hauptsächlich amerikanische Forscher beteiligt haben, lassen sich zwei Stadien unterscheiden. Im ersten entsteht eine Reihe von isolierten, feinen Lymphsäcken, die deutlich von Venen abstammen (FLORENCE SABIN). Am frühzeitigsten, schon bei menschlichen Embryonen von 11 mm Länge lassen sich zwei symmetrische Jugularsäcke in der Umgebung der Venae jugulares int. beobachten. Ihnen gesellen sich bei Embryonen von 25—30 mm Länge noch ein Saccus lymphat. retroperitonealis in der Wurzel des Mesenteriums, ein Saccus posterior in der Nachbarschaft der Vena ischiadica und eine Cysterna chyli



Fig. 670. **Luftgefüllte Lymphgefäße eines 5,5 cm langen menschlichen Fötus der Mallschen Sammlung, mittelst eines Zeichenapparates skizziert.** Vergr. etwa 2 : 1. *a*—*b* = Gebiet ohne Lymphgefäße. Nach FLORENCE SABIN, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.

hinzu. Der Ductus thoracicus ist bei einem 30 mm langen menschlichen Embryo vollständig ausgebildet, durch den die oben genannten Lymphsäcke untereinander in Verbindung gesetzt werden.

Im sekundären Stadium entwickeln sich die peripheren Lymphgefäße. Sie wachsen als Sprosse von der endothelialen Auskleidung der primären Säcke hervor und breiten sich so von gewissen Zentren über den Körper aus. Wie zahlreich feine verzweigte Lymphgefäße schon in der Haut von 5,5 cm langen menschlichen Föten verteilt sind, lehrt ein in Fig. 670 wiedergegebenes Präparat der MALLschen Sammlung. Infolge einer besonderen Konservierungsweise hatten sich die lymphatischen Röhrchen zufällig mit Luft gefüllt und konnten wegen ihres silberartigen Glanzes im direkten Sonnenlicht mit Hilfe eines Zeitenapparates naturgetreu in ihrem Verlauf wiedergegeben werden.

Was die Entwicklung der Lymphdrüsen betrifft, so kann man nach den Angaben mehrerer Forscher als das erste Stadium derselben einen kleinen Plexus von Lymphgefäßen bezeichnen. In solche sollen alle primären Lymphsäcke umgewandelt werden. Im zweiten Stadium sammeln sich dann Lymphkörperchen im Bindegewebe zwischen den Lymphgefäßen an und bilden durch ihre Anhäufung die einzelnen Follikel. Zuletzt entstehen die Sinus aus dem Plexus der Lymphkapillaren.

Am Schluß des Abschnittes über die Entwicklung des Blutgefäßsystems sei noch mit wenigen Worten eines Organes gedacht, welches in der deskriptiven Anatomie meist bei den Organen des Kreislaufes besprochen zu werden pflegt — der Milz. Entwicklungsgeschichtlich ist über dieselbe nur wenig zu berichten. Schon bei menschlichen Embryonen von 7 mm Länge wurde ihre erste Anlage im Mesogastrium, in der Nähe des Magens, von HIS aufgefunden (Fig. 672 *Mi*). Über die Abstammung des die Milzanlage bildenden Zellmaterials weichen die einzelnen Beobachter in ihren Anschauungen noch sehr auseinander.

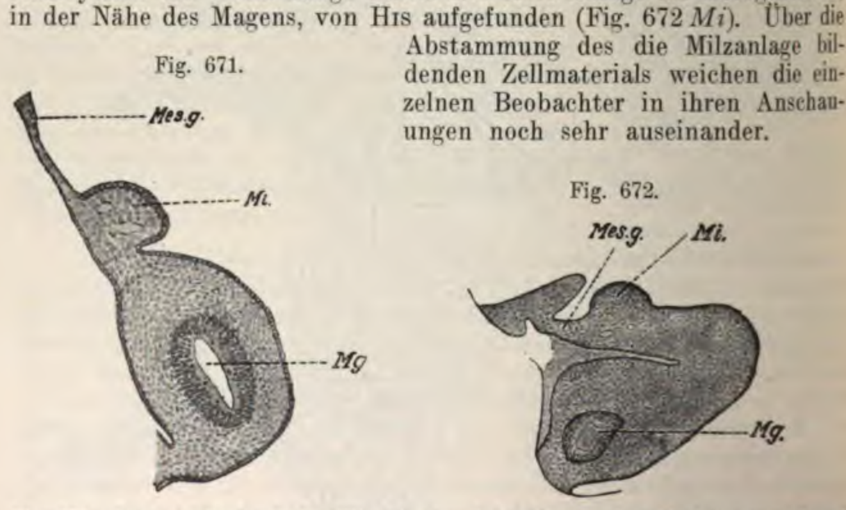


Fig. 671. **Querschnitt durch die Milzanlage und den Magen eines Embryos von Anguis fragilis.** Nach HOCHSTETTER. *Mi* Milz; *Mg* Magen; *Mes.g* Mesogastrium.

Fig. 672. **Querschnitt durch die Milzanlage und den Magen eines 27 Tage alten menschlichen Embryos.** Nach HOCHSTETTER. Bezeichnungen wie in Fig. 671.

Nach MAURER stammt die Milzanlage vom Darmepithel ab. Bei Amphibienlarven, die seine Untersuchungsobjekte gewesen sind, wandern

seiner Angabe zufolge einzelne Zellen aus dem Epithel des Magens aus, dringen als Wanderzellen in das Mesogastrium hinein, wobei sie die Scheiden der Darmarterien als Weg benutzen, und sammeln sich hier zu einem kleinen Häufchen in der Nähe des Magens an. KUPFFER dagegen läßt beim Stör eine der mehrfachen Pankreasanlagen Zellmaterial zur Bildung der Milz liefern. Auch für die Sauropsiden ist eine Beteiligung entodermaler Elemente bei der Zusammensetzung der Milz von einigen Forschern behauptet worden. Dagegen entsteht nach LAGUESSE, der Fischembryonen untersucht hat, die Milz durch Wucherung von Mesenchymzellen in unmittelbarer Beziehung zu den Ästen der späteren Pfortader. Zu demselben Ergebnis ist TONKOFF in seiner erst kürzlich erschienenen Abhandlung in bezug auf die Entwicklung der Milz bei Lacerta, Vögeln und Säugetieren gekommen. Indem er eine Beteiligung von Elementen des Magenepithels oder einer Pankreasanlage in Abrede stellt, leitet er die Milz von einer Wucherung mesodermaler Zellen des Mesogastriums ab. Über dem so entstehenden, am Mesenterium einen Vorsprung bildenden Knoten (Fig. 671 und 672 *Mi*) findet er das Peritonealepithel verdickt und in Wucherung begriffen, wie auch von anderen Forschern beobachtet worden ist. Die Beobachtungen TONKOFFS hat HOCHSTETTER auf Grund eigener Beobachtungen an Sauropsiden (Fig. 671 und Säugetieren (Fig. 672) bestätigen können.

Beim Menschen werden die MALPIGHIschen Körperchen der Milz erst kurze Zeit vor der Geburt deutlich erkennbar. Ferner schnürt sich die Milz einige Zeit nach ihrer ersten Anlage vom Mesogastrium mehr ab und bleibt schließlich mit ihm nur noch durch den Hilus in Verbindung.

ZWANZIGSTES KAPITEL.

Die Organe des Zwischenblattes oder Mesenchyms.

Zweiter Abschnitt.

Die Entwicklung des Skeletts.

Mit Ausnahme der Chorda dorsalis, welche ihren Ursprung vom inneren Keimblatt herleitet, ist das Skelett der Wirbeltiere ein Produkt des Zwischenblattes, entstanden aus einer Reihe geweblicher Metamorphosen, über welche schon früher (S. 642) im allgemeinen ein Überblick gegeben worden ist. Über den bei höheren Wirbeltieren sehr komplizierten Apparat sind viele Schriften erschienen, sowohl in entwicklungsgeschichtlicher, als auch namentlich in vergleichend-anatomischer Hinsicht. Bei einer erschöpfenden Behandlung des Gegenstandes würde dieser Abschnitt einen sehr beträchtlichen Umfang gewinnen, mehr als es im Plan des Lehrbuches liegt. Ich werde mich daher nur auf die wichtigeren Organisationsverhältnisse beschränken und verweise in betreff des übrigen auf die Lehrbücher der vergleichenden Anatomie und das Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere.

Am Skelett der Wirbeltiere unterscheidet man zwei Hauptteile: 1. das Achsenskelett, welches wieder in dasjenige des Rumpfes und des Kopfes zerfällt, und 2. das Extremitätenskelett. Das erste ist das ältere und ursprünglichere, wie es denn allen Wirbeltieren zukommt; das zweite ist erst später entwickelt und wird in den niederen Abteilungen noch ganz vermißt (Amphioxus, Cyclostomen).

A. Die Entwicklung des Achsenskeletts.

Die ursprüngliche Grundlage für das Achsenskelett aller Wirbeltiere ist die Rückensaite oder Chorda dorsalis. Darunter versteht man ein biegsames, stabförmiges Gebilde, das in der Achse des Körpers unter dem Nervenrohr und oberhalb des Darmes und der Aorta gelegen ist. Es erstreckt sich vom Vorderende der Mittelhirnbasis bis zum Ende des Schwanzes.

Das vordere Ende der Chorda bleibt von seiner ersten Anlage her eine Zeitlang mit dem Epithel der Kopfdarmhöhle an einer kleinen Stelle in Verbindung. Die Stelle liegt unmittelbar hinter dem oberen Ansatz der primitiven Rachenhaut. Auch findet sich hier ein wenig nach hinten von der Hypophysentasche eine kleine Grube im Epithel-

überzug der Kopfdarmhöhle, die SEESSELsche Tasche oder die Gaumentasche SELENKAS. Erst einige Zeit nach dem Durchreißen der Rachenhaut löst sich die Chorda vom Darmepithel ab und endet frei im Mesenchym, oft mit hakenförmig umgekrümmtem Ende (KEIBEL, KANN, CARIUS).

Beim Amphioxus ist die Chorda der einzige Skeletteil, der im weichen Körper vorhanden ist; bei niederen Wirbeltieren (Cyclostomen, Fischen und Amphibien) stellt sie auch beim erwachsenen Tiere noch ein mehr oder minder ansehnliches Organ dar; bei den Amnioten dagegen ist sie später fast vollständig rückgebildet und spielt nur in frühesten Entwicklungsstadien eine Rolle, gleichsam als Vorläufer für höhere Formen des Achsenskeletts, die an ihre Stelle treten. Indem hinsichtlich der ersten Entwicklung der Chorda auf frühere Abschnitte des Lehrbuches verwiesen wird, sei hier auf ihre weitere Umbildung noch näher eingegangen. Hierbei zeigen sich Verschiedenheiten, je nachdem die Chorda zu einem wirklich funktionierenden Organ wird oder sich bald zurückzubilden beginnt.

Im ersten Falle grenzt sich der Streifen embryonaler Chordazellen, wenn er sich vom Darmdrüsenblatt abgeschnürt hat, nach außen durch Absonderung einer festen, homogenen Hülle, der Chordascheide, schärfer ab (Fig. 673 *cs*). Die Zellen vergrößern sich hierauf, indem sie Flüssigkeit in ihr Protoplasma aufnehmen, welches schließlich nur noch eine dünne Wandschicht herstellt; sie umhüllen sich mit derben Membranen und gewinnen so ganz das Aussehen von Pflanzenzellen. Nur unter der Chordascheide selbst (Fig. 673) bleiben die Zellen klein und protoplasmatisch und bilden eine besondere Schicht, das Chordaepithel, welches durch Vermehrung und Umwandlung seiner Elemente eine Zunahme der Chordasubstanz herbeiführt.

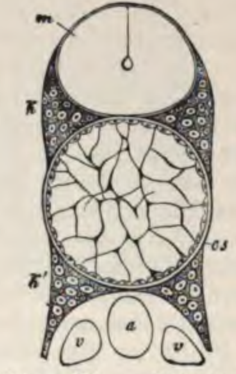


Fig. 673. **Querschnitt durch die Wirbelsäule eines jungen Lachses.** Nach GEGENBAUR. *cs* Chordascheide; *k* Neuralbogen; *k'* Hämalbogen; *m* Rückenmark; *a* Rückenaorta; *v* Kardinalvenen.

Die erste Zeit nach ihrer Entstehung grenzt die Chorda oben an das Nervenrohr, unten an das Darmdrüsenblatt, seitlich an die Rückensegmente unmittelbar an. Dies ändert sich, sowie das Zwischenblatt zwischen den ersten embryonalen Anlagen auftritt. Es wächst dann eine Mesenchymschicht um die Chorda herum (Fig. 675), breitet sich von hier nach oben um das Nervenrohr aus und gibt die Grundlage ab, aus welcher sich die gegliederte Wirbelsäule und nach vorn zu im Bereiche der fünf Hirnblasen die Schädelkapsel entwickelt; sie hat daher den Namen der häutigen Wirbelsäule und der häutigen Schädelkapsel (häutiges Primordialcranium) erhalten; sie wird auch in einer passenden Weise als skelettbildende Schicht und besonders die Hülle, welche die Chorda einschließt, als skelettogene Chordascheide bezeichnet. (Über ihre erste Anlage vergleiche S. 290.)

Auch seitlich dehnt sich bei den Embryonen das Mesenchym aus, dringt in die Lücken zwischen die einzelnen Rückensegmente hinein und wandelt sich in dünne Bindegewebsplatten, die Zwischenmuskelbänder (*li*) (Ligamenta intermuscularia) um, durch welche die Rumpfmuskulatur

in einzelne Muskelsegmente (*ms*) (Myomeren) zerlegt wird. An der vorderen und an der hinteren Fläche dieser Platten finden die Muskelfasern einen Ansatz- und Stützpunkt. (Vgl. Fig. 458 *li* und den Text auf S. 464.)

Ein derartiger Zustand erhält sich dauernd beim Amphioxus lanceolatus. Die Chorda mit ihrer Scheide ist der einzige feste Skelettteil. Faseriges Bindegewebe (häutige Wirbelsäule) hüllt sie und das Nervenrohr ein und entsendet in die Rumpfmuskulatur die Zwischenmuskelbänder.

Wenn man bei den Embryonen der höheren Wirbeltiere die Entwicklung des ursprünglich häutigen Gewebes in der Umgebung der Chorda und des Nervenrohres weiter verfolgt, so sieht man, daß es nacheinander zwei Metamorphosen erfährt, daß es zunächst teilweise verknorpelt, und daß später die knorpeligen Stücke in Knochengewebe umgewandelt werden. Oder mit anderen Worten: die zuerst angelegte, häutige Wirbelsäule geht bald in eine knorpelige über, und diese wird wieder durch eine knöcherne ersetzt, und ebenso wandelt sich das häutige in ein knorpeliges Primordialcranium und dieses wieder in die knöcherne Schädelkapsel um.

Die in der Entwicklung der höheren Wirbeltiere einander folgenden drei Stadien treten uns auch bei einer vergleichend-anatomischen Untersuchung des Achselskelettes in der Reihe der Wirbeltiere entgegen in der Weise, daß der Zustand, welcher in vielen Klassen nur embryonal als ein vorübergehender erscheint, in niederen Tierklassen sich als bleibender erhält. Wie Amphioxus ein häutiges Achsenskelett besitzt, so sind uns die Selachier und einige Ganoiden Repräsentanten für das Stadium der knorpeligen Wirbelsäule. Von den höheren Wirbeltieren wird in mehr oder minder vollständiger Weise der dritte Ausbildungsgrad des Achsenskeletts erreicht.

Es ist dies wieder ein sehr lehrreiches Beispiel, deren die Entwicklungsgeschichte des Skeletts noch viele darbietet, für den Parallelismus, der zwischen der Entwicklungsgeschichte des Individuums und der Tierstämme besteht; es lehrt, wie entwicklungsgeschichtliche und vergleichend-anatomische Forschungen sich gegenseitig ergänzen.

Bei der genaueren Darstellung der Verhältnisse, die bei der Entstehung des knorpeligen und des knöchernen Achsenskeletts zur Beobachtung kommen, will ich mich auf den Menschen und die Säugetiere beschränken, und da zwischen dem hinteren, das Rückenmark einschließenden Abschnitt und dem vorderen, die Hirnblasen umhüllenden große Verschiedenheiten herrschen, werde ich sie getrennt besprechen.

1. Die Entwicklung der Wirbelsäule.

Beim Menschen beginnt der Verknorpelungsprozeß am Anfang des 2. Monats. An einzelnen Stellen der die Chorda umhüllenden Gewebsmasse scheiden die Zellen eine knorpelige Grundsubstanz zwischen sich aus und rücken weiter auseinander, während auf anderen dazwischen gelegenen, kleineren Strecken das Gewebe seinen Charakter nicht verändert (Fig. 674). Auf diese Weise sondert sich die skelettbildende Schicht in zahlreiche, auf dem Längsdurchschnitt heller aussehende Wirbelkörper (*v*) und in die sie trennenden Zwischenwirbelscheiben (Ligamenta intervertebralia) (*li*).

Im einzelnen verläuft der Verknorpelungsprozeß, wie FRORIEP bei Rindsembryonen verfolgt hat, in der Weise, daß beiderseits von der Chorda Knorpelherde entstehen, die ventral von ihr durch eine dünnere Lage verbunden sind. Etwas später schließt sich die knorpelige Halbröhre auch dorsalwärts.

Mit dem Auftreten einer gegliederten Wirbelsäule hat die Chorda ihre Rolle eines stützenden Skelettstabes eingebüßt. Sie ist daher auch von jetzt ab einem allmählichen Untergang verfallen. Die in den Wirbelkörper eingeschlossenen Teile werden in ihrem Wachstum gehemmt, während die kleineren, in den weichen Zwischenwirbelscheiben gelegenen Strecken zu wuchern fortfahren (Fig. 674 *ch*). Da-

Fig. 675.

Fig. 674.

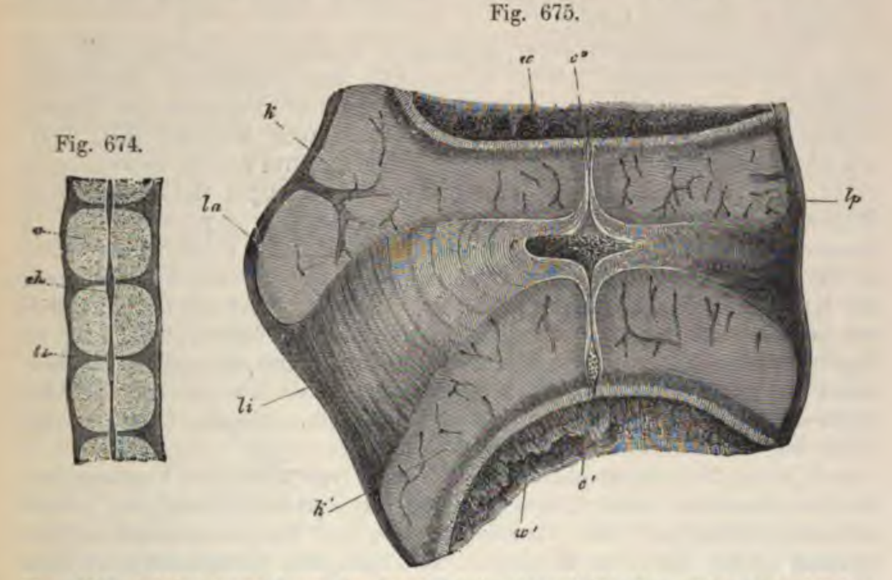


Fig. 674. **Längsschnitt durch die Wirbelsäule eines 8 Wochen alten menschlichen Embryos in der Brustgegend.** Nach KÖLLIKER. *v* knorpeliger Wirbelkörper; *li* Intervertebralligament; *ch* Chorda.

Fig. 675. **Längsschnitt durch das Intervertebralligament und die angrenzenden Teile zweier Wirbel aus der Brustgegend eines älteren Schafembryos.** Nach KÖLLIKER. *la* Lig. longitudinale anterius; *lp* Lig. longitudinale posterius; *li* Lig. intervertebrale; *k*, *k'* Endknorpel (Epiphyse) der Wirbel; *w* und *w'* vorderer hinterer Wirbel; *c* intervertebrale Verbreiterung der Chorda; *c'* und *c''* vertebrale Strecke der Chorda.

durch gewinnt jetzt die Chorda, wie man zu sagen pflegt, ein perlschnurartiges Aussehen; verdickte, kugelige Abschnitte hängen durch dünne Verbindungsfäden untereinander zusammen. Später schwindet die Chorda in den Wirbelkörpern ganz, zumal wenn diese zu verknöchern beginnen (Fig. 675); nur intervertebral (*li*) erhält sie sich, wenn auch von ihrer Umgebung undeutlich abgegrenzt, und liefert durch Wucherung ihrer Zellen die Gallertkerne der Zwischenwirbelscheiben.

Kurz nach dem Erscheinen der Wirbelkörper sind auch die Anlagen der dazu gehörigen Bogen zu bemerken. Nach der Darstellung von FRORIEP entstehen kleine, selbständige Knorpelstückchen in der das Rückenmark umhüllenden Membran, in nächster Nähe der Wirbelkörper, mit denen sie bald verschmelzen. Ihr Wachstum ist ein ziem-

lich langsames. In der 8. Woche erscheinen sie beim Menschen noch als kurze Fortsätze der Wirbelkörper, so daß das Rückenmark dorsalwärts nur von der häutigen Membran bedeckt wird. Im 3. Monat wachsen sie einander am Rücken entgegen, doch kommt es erst im folgenden Monat zu einer vollständigen Verschmelzung und zur Entstehung knorpeliger Wirbeldorne. Der zwischen den knorpeligen Bogen gelegene Teil der Membran liefert den Bandapparat.

Beim Verknorpelungsprozeß nehmen die entstehenden Wirbelkörper eine bestimmte, gesetzmäßige Stellung zu den Rücken- und den Muskelsegmenten ein, in der Weise, daß sie jederseits an zwei derselben angrenzen, zur Hälfte an ein vorhergehendes, zur Hälfte an ein nachfolgendes. Oder in anderen Worten: Wirbelkörper und Muskelsegmente decken sich nicht, sondern alternieren in ihrer Stellung miteinander.

Die Notwendigkeit einer derartigen Einrichtung ergibt sich von selbst aus der Aufgabe, welche Wirbelsäule und Muskulatur zusammen zu erfüllen haben. Die Skelettachse muß zwei entgegengesetzte Eigenschaften vereint zeigen; sie muß fest, aber auch biegsam sein, fest, um als Stütze des Rumpfes zu dienen, biegsam, um seinen Bewegungen nicht hinderlich zu sein. Da ein einheitlicher Knorpelstab nicht genug Biegsamkeit besitzen würde, kann der Verknorpelungsprozeß nicht in ganzer Ausdehnung der skelettbildenden Schicht erfolgen, sondern es müssen dehnbare Strecken zurückbleiben, welche eine Verschiebung der Knorpelstücke aneinander gestatten. Eine Verschiebung der Knorpelstücke aber ist selbstverständlicherweise nicht möglich, wenn sie so liegen würden, daß die Muskelfasern an einem und demselben Wirbelstück Ursprung und Ende finden würden. Damit die Fasern eines Muskelsegmentes auf zwei Wirbel einwirken können, müssen Muskel- und Wirbelsegmente in ihrer Lage alternieren.

Der in der angegebenen Weise leicht verständliche Vorgang hat zu der Annahme einer „Umgliederung der Wirbelsäule" Veranlassung gegeben. Die Vorstellung ist von Remak geschaffen und seitdem in der Literatur lange Zeit mit Zähigkeit festgehalten worden. Remak erblickte, wie andere Embryologen vor ihm (Baer), beim Hühnerembryo in den Rückensegmenten das Material für die Anlage der Wirbelsäule und gab ihnen daher den Namen Urwirbel. Indem er nun mit den Urwirbeln später die knorpeligen Wirbel in ihrer Lage nicht übereinstimmend fand, stellte er den Satz auf, daß eine neue „Gliederung der Wirbelsäule stattfinde, aus welcher die sekundären, bleibenden Wirbelkörper hervorgehen".

Wie der Name Urwirbel (vgl. S. 279), ist auch die Annahme einer Umgliederung der Wirbelsäule fallen zu lassen, und zwar aus folgenden Gründen:

Die Bedeutung der Rückensegmente besteht, wenn nicht ausschließlich, so doch vorwiegend darin, daß sie die Anlagen der Körpermuskulatur sind. In der Anordnung der Muskulatur aber spricht sich die ursprüngliche und älteste Segmentierung des Wirbeltierkörpers aus. Ist sie doch auch schon beim Amphioxus und bei den Cyclostomen vorhanden! Die Segmentierung der Wirbelsäule aber ist eine erst viel später erworbene; sie ist, wie oben auseinandergesetzt wurde, in notwendiger Abhängigkeit von der Segmentierung der Muskulatur erfolgt. Von ihr kann man erst mit dem Beginn des

Verknorpelungsprozesses reden, durch welchen sie allein notwendig geworden ist. Erst durch ihn wird das weiche, skelettogene Gewebe, welches als eine unsegmentierte Hülle Chorda und Nervenrohr einhüllt, in festere knorpelige Skelettsegmente gesondert, welche durch weicheres Zwischengewebe (Ligamenta intervertebralia und intercruralia) voneinander deutlich getrennt sind.

Noch ehe die knorpelige Wirbelsäule ganz angelegt ist, tritt sie bei den Säugetieren auch schon in das dritte Stadium ein; es beginnt beim Menschen am Ende des 2. Monats.

Die Verknöcherung eines jeden Knorpelstückes erfolgt im großen und ganzen in einer übereinstimmenden, typischen Weise. Von der Oberfläche her wuchern Blutgefäße an einer oder mehreren Stellen in das Innere hinein, lösen die Knorpelgrundsubstanz in einem beschränkten Bezirk auf, so daß ein kleiner, mit Gefäßkapillaren und Markzellen erfüllter Raum entsteht. In seiner Umgebung lagern sich Kalksalze im Knorpel ab. Von einem Teil der gewucherten Markzellen, die zu Osteoblasten werden, wird alsdann Knochensubstanz ausgeschieden (Fig. 675*w*). Auf diese Weise ist inmitten des Knorpelgewebes ein sogenannter Knochenkern oder ein Verknöcherungszentrum entstanden, in dessen Umkreis die Zerstörung des Knorpels und der Ersatz durch Knochengewebe immer weiter fortschreitet.

Die Stellen, an welchen sich die einzelnen Knochenkerne bilden, und nicht minder ihre Anzahl sind für die einzelnen Knorpel ziemlich gesetzmäßig.

Es erfolgt im allgemeinen die Verknöcherung eines jeden Wirbels von drei Punkten aus. Zuerst legt sich je ein Knochenkern in der Basis einer jeden Bogenhälfte an, wozu etwas später noch ein dritter Kern in der Mitte des Wirbelkörpers hinzutritt. Im 5. Monat ist die Verknöcherung bis an die Oberfläche des Knorpels vorgedrungen. Jeder Wirbel ist jetzt deutlich aus drei Knochenstücken zusammengesetzt, welche durch Knorpelbrücken an der Basis jeder Bogenhälfte und an ihrer Vereinigung zu dem Wirbeldorn noch längere Zeit untereinander verbunden werden. Die letzten Knorpelreste verknöchern erst nach der Geburt. Im 1. Lebensjahr verschmelzen die beiden Bogenhälften untereinander unter Entwicklung eines knöchernen Dornfortsatzes. Jeder Wirbel läßt sich dann nach Zerstörung der Weichteile in zwei Stücke, in den Körper und in den Bogen, zerlegen. Diese vereinigen sich erst zwischen dem 3. und 8. Jahre.

Außer den eben beschriebenen Knochenstücken kommen an den Wirbeln noch Nebenknochenkerne in späteren Jahren vor; so entstehen die Epiphysenplatten an den Endflächen der Körper und die kleinen Knochenstückchen an den Enden der Wirbelfortsätze (der Dorn- und Querfortsätze). Über die Zeit ihres Erscheinens und ihrer Verschmelzung gibt SCHWEGEL ausführlichen Bericht.

Zur Vervollständigung des Achsenskeletts tragen knorpelige Skelettteile bei, welche der lateralen und der ventralen Wand des Rumpfes zur Stütze dienen, die Rippen und das Brustbein.

Die Rippen entwickeln sich unabhängig von der Wirbelsäule (beim Menschen im 2. Monat), indem zwischen den einzelnen Muskelsegmenten Gewebsstreifen der Zwischenmuskelbänder (Fig. 458*li*) dem Verknorpelungsprozeß unterliegen. Sie werden zuerst als kleine Spangen

in nächster Nähe der Wirbelkörper sichtbar; von hier vergrößern sie sich rasch ventralwärts.

Auf frühen Entwicklungsstadien werden Rippen vom ersten bis zum letzten Segment der Wirbelsäule (beim Menschen das Steißbein ausgenommen) angelegt; sie bilden sich aber nur bei niederen Wirbeltieren (Fischen, vielen Amphibien, Reptilien) in einer mehr gleichartigen Weise überall zu größeren, die Rumpfwand stützenden Spangen aus, während sie bei den Säugetieren und beim Menschen in den einzelnen Regionen der Wirbelsäule ein verschiedenes Verhalten zeigen. Am Hals-, Lenden- und Kreuzbeinabschnitt treten sie von Anfang an nur in verkümmertem Zustand auf und erfahren später noch zu besprechende Metamorphosen. Nur an der Brustwirbelsäule erreichen sie ansehnliche Dimensionen und lassen hier zugleich einen neuen Skeletteil, das Brustbein, entstehen.

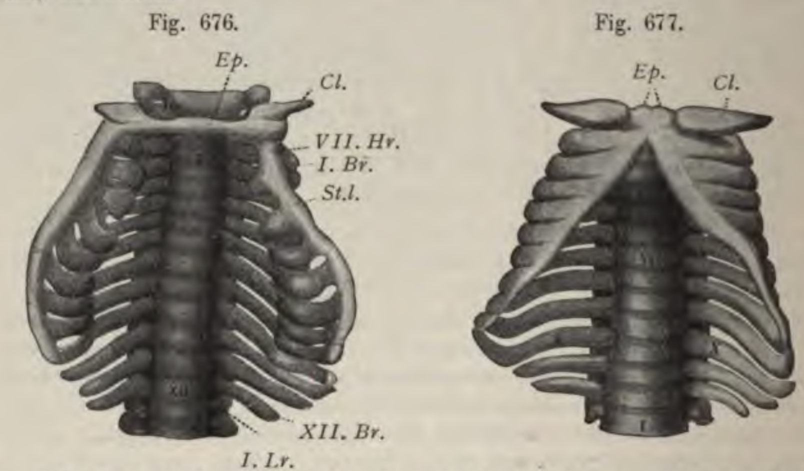


Fig. 676. **Erstes Auftreten der beiden Sternalleisten bei einem menschlichen Embryo von 17 mm Länge.** Nach CHARLOTTE MÜLLER. *St.l.* Sternalleiste; *I. Br.* I. Brustrippe; *VII. Hr.* VII. Halsrippe; *XII. Br.* XII. Brustrippe; *I. Lr.* I. Lendenrippe; *Cl.* Clavicula; *Ep.* Episternum.

Fig. 677. **Vorwachsen der beiden Sternalleisten nach der ventralen Brustgegend bei einem menschlichen Embryo von 15 mm Länge.** Nach CHARLOTTE MÜLLER.

Das Brustbein, welches den Fischen und Dipneusten noch fehlt, bei den Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren aber vorkommt, ist ein Bildungsprodukt der Brustrippen und legt sich ursprünglich, wie zuerst RATHKE entdeckt hat, als eine paarige Bildung an, die frühzeitig zu einem unpaaren Skelettstück verschmilzt.

Bei dem Menschen haben RUGE, PETERSON, CH. MÜLLER die Entwicklung des Brustbeines in sehr eingehender Weise verfolgt. Bei Embryonen von 13 mm Länge sind die neun oberen Brustrippen, die zu dieser Zeit sich noch in einem vorknorpeligen Stadium befinden, sehr kurz. Bei solchen von 17 mm Länge beginnen dann ihre distalen Enden breiter zu werden und von oben nach unten zu zwei Sternalleisten zu verschmelzen (Fig. 676). Dieselben rücken dann dadurch, daß die Rippen sich weiter ventralwärts verlängern und vorwachsen, näher zusammen, am raschesten im oberen, langsamer im unteren Bereich der Brustgegend. Daher bilden die beiden Sternalleisten, wenn die beiden ersten

Rippen zusammentreffen, die Figur eines Λ mit nach unten gerichteter Öffnung (Fig. 677). Schon bei 3 cm langen Embryonen sind sie auch in der Verlängerung der 3.—7. Rippe in der Medianebene zusammengestoßen und beginnen jetzt von vorn nach hinten zu einem unpaaren Knorpelstück, dem Brustbein, zu verschmelzen. Von ihm setzen sich später die einzelnen Rippen, die ihm den Ursprung gegeben haben, durch eine nachträglich erfolgende Gelenkbildung ab. Die bei der Brustbeingenese nicht beteiligten Rippen bleiben je weiter kaudalwärts um so kürzer und enden in größerer Entfernung von der Medianebene frei (Costae fluctuantes).

Der paarige Ursprung des Brustbeines kann zur Erklärung einiger Abnormitäten dienen. So beobachtet man zuweilen beim Erwachsenen eine Spalte, die durch Bindegewebe verschlossen, durch das ganze Brustbein hindurchgeht (Fissura sterni), oder man findet einzelne kleinere oder größere Lücken im Körper und Schwertfortsatz des Brustbeines. Alle diese abnormen Fälle erklären sich durch vollständiges oder teilweises Ausbleiben der sonst im embryonalen Leben erfolgenden Verwachsung der beiden Brustbeinleisten.

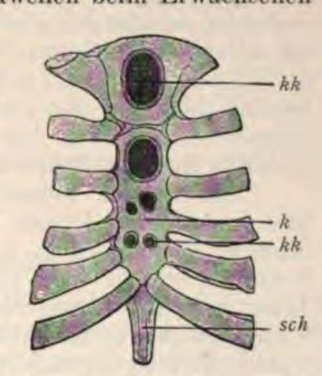


Fig. 678. **Knorpeliges Brustbein mit Rippenansätzen eines 2jährigen Kindes mit mehreren Knochenkernen** *kk*. *k* Knorpel; *kk* Knochenkerne; *sch* Schwertfortsatz.

Rippen und Brustbein verknöchern teilweise unter Entwicklung besonderer Knochenkerne, die Rippen schon vom 2. Monat, das Brustbein (Fig. 678) erst ziemlich spät vom 6. Fötalmonat an.

Jede Rippe erhält zunächst einen Knochenkern, durch dessen Vergrößerung der knöcherne Teil entsteht, während in der Nähe des Brustbeines sich ein Rest zeitlebens knorpelig erhält. Im 8. bis 14. Jahre treten noch nach SCHWEGEL und KÖLLIKER akzessorische Kerne im Köpfchen und Höcker der Rippe auf und verschmelzen mit dem Hauptstück im 14. bis 25. Lebensjahre.

Das Brustbein (Fig. 678) verknöchert von zahlreichen Knochenkernen aus, von denen einer im Handgriff, 6—12 im Körper entstehen. Letztere beginnen vom 6. bis 12. Jahre untereinander zu den drei bis vier größeren Stücken zu verschmelzen, aus denen sich der Körper des Brustbeines zusammensetzt. Der Schwertfortsatz bleibt teilweise knorpelig und erhält erst im Kindesalter einen Knochenkern.

Hinsichtlich der am Handgriff des Brustbeines auftretenden Episternalstücke vergleiche man die Lehrbücher der vergleichenden Anatomie und die Schrift von RUGE.

Durch ungleiche Ausbildung der einzelnen Wirbel- und Rippenanlagen und durch hier und da eintretende Verschmelzungen kommen die verschiedenen Abschnitte des Rumpfskeletts zustande: die Hals-, Brust- und Lendenwirbelsäule, das Kreuz- und Steißbein. Ein richtiges Verständnis dieser Skeletteile ist nur an der Hand der Entwicklungsgeschichte zu gewinnen.

An den Halswirbeln verwachsen die rudimentären Rippenanlagen gleich bei ihrem ersten Auftreten an ihrem einen Ende mit dem Wirbelkörper, an ihrem anderen Ende mit einem Auswuchs des Wirbelbogens und umschließen mit ihm eine Öffnung, durch welche

die Vertebralarterie hindurchzieht, das Foramen transversarium. Der sogenannte Querfortsatz der Halswirbel ist mithin eine zusammengesetzte Bildung und sollte besser als **Seitenfortsatz** bezeichnet werden: denn die dorsal vom Foramen transversarium gelegene Knochenspange ist vom Wirbel durch Auswachsen gebildet und entspricht allein dem Querfortsatz eines Brustwirbels; die ventrale Spange dagegen ist ein Rippenrudiment, wie sie denn auch einen eigenen Knochenkern besitzt.

Am 7. Halswirbel entwickelt sich zuweilen die Rippenanlage bedeutender, geht keine Verwachsung mit dem Wirbel ein, der infolgedessen auch kein Foramen transversarium hat, und wird unter den Abnormitäten des Skeletts als **freie Halsrippe** beschrieben. Ihr Auftreten erklärt sich somit durch mächtigere Entwicklung eines überall als Anlage vorhandenen Teils.

Auch der **Querfortsatz der Lendenwirbel** ist besser als Seitenfortsatz zu bezeichnen, da er ein Rippenrudiment einschließt. Hieraus erklärt sich das zuweilen beim Menschen beobachtete Vorkommen einer 13. Rippe oder einer kleinen Lendenrippe.

Am meisten umgewandelt ist die **Kreuzbeingegend**. Indem hier in größerer Anzahl Wirbel mit dem Beckengürtel in feste Verbindung getreten sind, haben sie ihre Beweglichkeit aneinander verloren und sind zu einem großen Knochen, dem Kreuzbein, verschmolzen. Dieses besteht bei menschlichen Embryonen aus fünf getrennten, knorpeligen Wirbeln, von denen sich namentlich die drei ersten durch sehr breite, wohlentwickelte Seitenfortsätze auszeichnen.

Ich sage Seitenfortsätze, da vergleichend-anatomische Gründe und entwicklungsgeschichtliche Momente dafür sprechen, daß in ihnen rudimentäre **Sacralrippen**, wie sie bei niederen Wirbeltieren selbständig auftreten, mit enthalten sind. In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht spricht hierfür die Art der Verknöcherung. Denn jeder Kreuzbeinwirbel verknöchert von fünf Kernen aus. Zu den drei typischen Kernen des Körpers und des Wirbelbogens gesellen sich noch in den Seitenfortsätzen große Knochenkerne hinzu, welche den Knochenkernen einer Rippe vergleichbar sind. Sie liefern die bekannten Seitenmassen des Kreuzbeines (Massae laterales), welche die Gelenkflächen zur Verbindung mit den Darmbeinen tragen.

Die Verschmelzung der fünf durch Knorpelstreifen getrennten knöchernen Stücke eines Kreuzbeinwirbels erfolgt später als in anderen Teilen der Wirbelsäule, nämlich erst im 2.—6. Lebensjahr. Lange Zeit erhalten sich die fünf Kreuzbeinwirbel durch dünne Zwischenwirbelscheiben getrennt, welche vom 18. Jahre an zu verknöchern beginnen, ein Prozeß, der im 25. Jahre meist seinen Abschluß gefunden hat.

An das Kreuzbein schließen sich nach hinten noch 4—5 rudimentäre Steißwirbel an, welche dem Schwanzskelett der Säugetiere entsprechen und sehr spät erst ihre Knochenkerne erhalten. Vom 30. Lebensjahre an können sie untereinander und zuweilen auch mit dem Kreuzbein verschmelzen.

Besondere Erwähnung verdienen jetzt noch **Atlas und Epistropheus**. Ihre abweichende Gestalt gewinnen diese Wirbel dadurch, daß frühzeitig der knorpelige Körper des Atlas (Fig. 679a) mit dem Epistropheus (e) verschmilzt und seinen Zahnfortsatz darstellt. Der eine erhält daher weniger, der andere mehr als ein normal entwickelter Wirbel.

Daß der Zahnfortsatz der eigentliche Körper des Atlas ist, läßt sich auch später noch an zwei Punkten erkennen. Erstens wird er, wie jeder andere Wirbelkörper, solange er knorpelig ist, von der Chorda durchsetzt, welche an seiner Spitze ins Ligamentum suspensorium und von diesem in die Schädelbasis eintritt. Zweitens erhält er im 5. Monat der Entwicklung einen eigenen Knochenkern (Fig. 679*a*), der erst im 7. Lebensjahre mit dem Körper des Epistropheus vollständig verschmolzen ist.

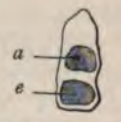


Fig. 679. **Medianschnitt durch den Körper des Epistropheus mit Zahnfortsatz.** Im Knorpel sind zwei Knochenkerne *e* und *a* zu sehen.

Die selbständig gebliebenen Bogenhälften des Atlas verbinden sich ventralwärts von dem Zahnfortsatz untereinander durch einen Gewebsstreifen, in welchem ein selbständiges Knorpelstück gebildet wird (hypochordale Knorpelspange, Froriep), eine Bildung, welche nach Froriep bei den Vögeln jedem Wirbel zukommt. Das Knorpelstück entwickelt im 1. Jahre einen besonderen Knochenkern, verschmilzt im 5.—6. Jahre mit den Seitenhälften und bildet den vorderen Bogen (Kölliker).

2. Die Entwicklung des Kopfskeletts.

Das Kopfskelett erscheint seiner Lage nach als der vorderste Abschnitt des Achsenskeletts, ist aber seinem hinteren Abschnitt oder der Wirbelsäule im ganzen sehr unähnlich, weil es eigenartigen Zwecken angepaßt ist. Denn im Bauplan der Wirbeltiere nimmt der Kopf im Vergleich zum Rumpf eine bevorzugte Stellung ein; er ist mit besonders zahlreichen und hochentwickelten, auf einen engen Raum zusammengedrängten Organen ausgestattet.

Das Nervenrohr hat sich hier zu dem voluminösen und in ungleiche Abschnitte abgeteilten Gehirn differenziert. In seiner unmittelbaren Nachbarschaft sind zusammengesetzte Sinnesorgane, wie Geruchlabyrinth, Auge und Ohr, entstanden. Ebenso trägt der im Kopf eingeschlossene Abschnitt des Verdauungsrohres in mehrfacher Hinsicht ein eigenartiges Gepräge, insofern er die Mundöffnung enthält und mit Organen zur Aufnahme und Zerkleinerung der Nahrung ausgestattet ist, und insofern er von Schlundspalten durchbrochen wird. Alle diese Teile wirken bestimmend auf die Form des Skeletts ein, welches sich dem Gehirn, den Sinnesorganen und den Aufgaben des Kopfdarmes auf das genaueste anpaßt und hierdurch, zumal bei den höheren Wirbeltieren, zu einem sehr komplizierten Apparat wird.

Über seine Entstehung verbreitet das Studium der Entwicklungsgeschichte eine Fülle von Licht; es gestattet uns, weit auseinanderstehende, niedere und höhere Formen des Kopfskeletts der Wirbeltiere in ihrer Beziehung zueinander zu verstehen; es leitet uns auch zur Beantwortung der Frage, welches Verhältnis Wirbelsäule und Kopfskelett im Organisationsplan der Wirbeltiere zueinander einnehmen. So gestaltet sich die Entwicklungsgeschichte des Kopfskeletts zu einem an Interesse besonders reichen Kapitel, welches seit jeher den Morphologen angezogen und zu sorgfältiger Bearbeitung veranlaßt hat.

In die Darstellung werden einzelne vergleichend-anatomische Exkurse mit einzuflechten sein; sie werden zum besseren Verständnis einzelner Tatsachen, besonders aber des Schlußabschnittes beitragen,

in welchem die Wirbeltheorie des Schädels einer kurzen Erörterung unterzogen werden soll.

a) Die häutige, knorpelige und knöcherne Schädelkapsel.

Wie an der Wirbelsäule unterscheidet man auch am Kopfskelett je nach dem histologischen Charakter der Stützsubstanz drei Entwicklungszustände, einen häutigen, einen knorpeligen und einen knöchernen.

Für das häutige Kopfskelett dient zur Grundlage die Chorda, welche sich bis zum Zwischenhirn erstreckt. Um ihr vorderes Ende erfolgt bei den Amnioten die Kopfbeuge, vermöge deren die Achse der ersten Hirnblase mit den zwei folgenden einen spitzen Winkel beschreibt (Fig. 394). Um die Chorda wächst auch hier frühzeitig das Mesenchym herum und umgibt sie mit einer skelettbildenden Schicht; von hier breitet es sich seitwärts und nach oben aus, die fünf Hirnblasen einhüllend, und sondert sich später in die Hirnhäute und eine Gewebsschicht, welche zur Grundlage der Schädelkapsel wird und den Namen des häutigen Primordialcranium erhalten hat.

Soweit herrscht in der Entwicklung der Wirbelsäule und des Schädels eine Übereinstimmung. Eigenartiger gestalten sich die Verhältnisse mit dem Eintritt des Verknorpelungsprozesses. Während im Bereich des Rückenmarks die skelettbildende Schicht eine regelmäßige Sonderung in knorpelige und in bindegewebige Teile, in Wirbel und in Wirbelbänder erfährt und dadurch in hintereinander gelegene, verschiebbare Abschnitte gegliedert wird, unterbleibt am Kopf eine derartige Gliederung.

Die als häutiges Primordialcranium bezeichnete Gewebsschicht verknorpelt im ganzen zu einer unbeweglichen Kapsel, welche die Hirnblasen einhüllt. Gehen wir auch die ganze Reihe der Wirbeltiere bis zum niedrigsten durch, bei keinem einzigen findet sich eine Sonderung in bewegliche, Wirbeln entsprechende Segmente. Somit schlagen frühzeitig der vorderste und der übrige Abschnitt des Achsenskeletts verschiedene Entwicklungsrichtungen ein. Der Gegensatz begreift sich aus den verschiedenen Aufgaben, die hier und dort zu lösen sind, und namentlich aus dem verschiedenen Einfluß, welchen hierbei die Muskelwirkung auf die Gestaltung des Skeletts ausübt.

Die Rumpfmuskulatur ist bei den im Wasser lebenden Tieren das wichtigste Lokomotionsorgan, indem sie den Rumpf bald nach dieser, bald nach jener Richtung einbiegt, und dadurch im Wasser vorwärtstreibt. Wäre dagegen der Kopfabschnitt ebenso biegsam und beweglich, so würde daraus für die Vorwärtsbewegung ein Nachteil erwachsen, da ein unbeweglicher Teil wie ein Wasserbrecher wirkt. Ferner übernimmt die am Kopf entwickelte Muskulatur eine anders geartete Aufgabe, indem sie bei der Ergreifung der Nahrung und bei dem Atmungsprozeß, der mit Erweiterung und Verengerung des Kiemendarms einhergeht, ventral gelegene Skeletteile der Skelettachse bald nähert, bald entfernt. Auch hierfür ist es günstiger, wenn die Skelettachse den Muskeln einen festen Ansatzpunkt darbietet. Die voluminöse Entfaltung des Gehirns und der höheren Sinnesorgane endlich ist ebenfalls ein Moment, welches mitwirkt, den zu ihrer Aufnahme dienenden Teil des Kopfes zu einem unbeweglichen Abschnitt zu machen.

In Anbetracht dieser verschiedenen, in gleichem Sinne wirkenden Faktoren wird es verständlich, warum am Kopf eine Segmentierung des Achsenskeletts von vornherein ausbleibt.

Im übrigen herrscht in der Art und Weise, wie sich am häutigen Primordialcranium die Umwandlung in Knorpelgewebe vollzieht, eine große Übereinstimmung mit der Wirbelsäule. Bei beiden tritt die Verknorpelung zuerst in der Umgebung der Chorda dorsalis ein (Fig. 680 A).

Als Grundlage der Schädelbasis entstehen zwei Paar längsgestreckter Knorpel: nach hinten zu beiden Seiten der Chorda die beiden Parachordalknorpel (*PE*), nach vorn die beiden RATHKEschen Schädelbalken (*Tr*), welche an der Chordaspitze beginnen und von da unter dem Zwischen- und Vorderhirn verlaufen.

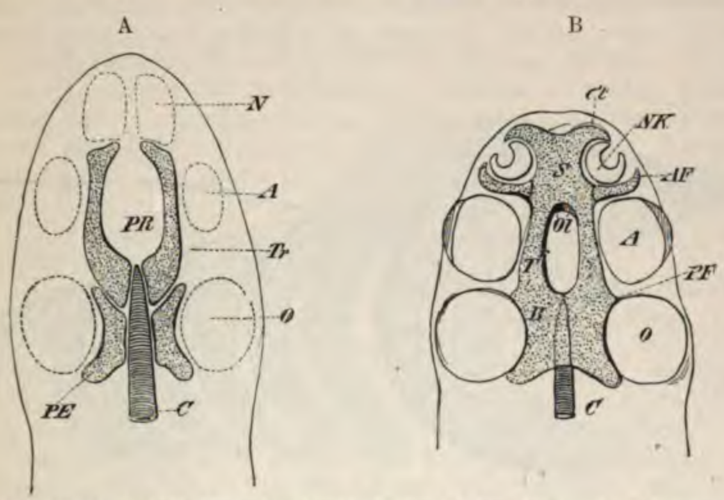


Fig. 680. **Erste Anlage des knorpeligen Primordialcranium.** Aus WIEDERSHEIM. A Erstes Stadium. *C* Chorda; *PE* Parachordalknorpel; *Tr* Trabeculae, RATHKEsche Schädelbalken; *PR* Durchtrittsstelle für die Hypophysis; *N*, *A*, *O* Nasengrube, Augen- und Ohrblase. B Zweites Stadium. *C* Chorda; *B* Basilarplatte; *T* Schädelbalken; welche sich nach vorn zur Nasenscheidewand *S* und zur Ethmoidalplatte vereinigt haben; *Ct*, *AF* Fortsätze der Ethmoidalplatte zur Umschließung des Geruchsorgans; *Ol* Foramina olfactoria zum Durchtritt der Riechnerven; *PF* Postorbitalfortsatz; *NK* Nasengrube; *A*, *O* Augen- und Labyrinthblase.

Bald verschmelzen die vier Stücke untereinander (Fig. 680 B). Die beiden Parachordalia wachsen zuerst unten, dann auch oben um die Chorda herum, hüllen sie ein und erzeugen so die Basilarplatte (*B*). Ihr vorderer Rand springt nach oben in den Biegungswinkel zwischen Mittel- und Zwischenhirn weit vor und entspricht der späteren Sattellehne. Die nach vorn verlaufenden RATHKEschen Schädelbalken (*Tr*) verbreiten sich an ihren vorderen Enden und verschmelzen an diesen zu der Ethmoidalplatte (*S*), der Grundlage für den vorderen Schädelabschnitt, der durch Aufnahme des Geruchsorgans sein eigenes Gepräge erhält. In ihrer Mitte bleiben sie lange Zeit getrennt und umschließen eine Öffnung, welche der Sattelgrube entspricht und dadurch bedingt ist, daß von der Mundbucht her die Hypophysentasche entstanden und durch die häutige Schädelbasis hindurch dem Hirntrichter entgegengewachsen ist. Ziemlich spät bildet sich auch als Boden der

Sattelgrube unter der Hypophyse eine dünne Knorpelplatte aus, welche nur von den Löchern für die inneren Carotiden durchbrochen wird.

Nachdem die Schädelbasis entwickelt ist, ergreift der Verknorpelungsprozeß die Seitenwand und zuletzt die Decke des häutigen Primordialcranium, gerade wie aus dem Wirbelkörper nach oben die Bogenhälften hervorwachsen und schließlich dorsalwärts im knorpeligen Wirbeldorn ihren Abschluß erhalten.

Auf diese Weise entwickelt sich bei den niederen Wirbeltieren, bei denen das Achsenskelett zeitlebens im knorpeligen Zustand verharrt (Fig. 681), um das Gehirn eine geschlossene, ziemlich dickwandige Kapsel, das knorpelige Primordialcranium.

Zur besseren Orientierung am Primordialcranium ist es zweckmäßig, mehrere Regionen an ihm zu unterscheiden. Man kann hierbei verschiedene Einteilungsprinzipien benutzen.

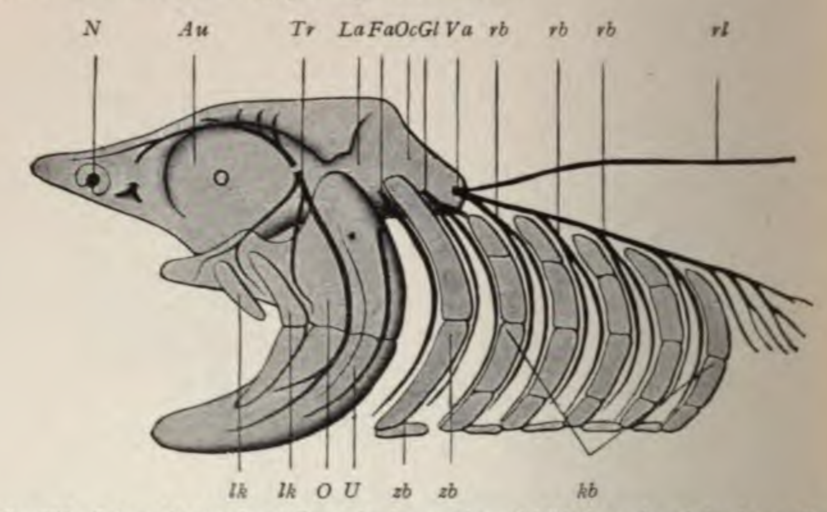


Fig. 681. **Schematische Darstellung der knorpeligen Schädelkapsel und des knorpeligen Viszeralskeletts eines Selachiers und der größeren Nervenstämme des Kopfes.** *N* Nasenkapsel (Ethmoidalregion des Primordialcranium); *Au* Augenhöhle (Orbitalregion); *La* Labyrinthregion; *Oc* Occipitalregion des Schädels; *O* Palatoquadratum; *U* Unterkiefer; *lk* Lippenknorpel; *zb* Zungenbeinbogen; *kb* 1.—5. Kiemenbogen; *Tr* Nervus trigeminus; *Fa* Facialis; *Gl* Glossopharyngeus; *Va* Vagus; *rl* Ramus lateralis des Vagus; *rb* Rami branchiales des Vagus.

Nach dem Verhalten der Chorda dorsalis kann man, dem Vorschlag Gegenbaurs folgend, das Primordialcranium in einen hinteren und einen vorderen Abschnitt zerlegen.

Der hintere Abschnitt reicht bis zur Sattellehne und schließt in seiner Basis die Chorda ein, welche beim Menschen vom Zahnfortsatz durch das Ligamentum suspensorium dentis in sie eintritt. Der vordere Abschnitt entwickelt sich vor dem zugespitzten Ende der Chorda aus den Rathkeschen Schädelbalken. Gegenbaur unterscheidet beide als vertebrale und evertebrale Region (wofür Kölliker die Bezeichnung chordal und prächordal gebraucht); er hebt hervor, daß die vertebrale Region wegen ihres Verhaltens zur Chorda die ältere und dem übrigen Achsenskelett allein vergleichbar sei, daß dagegen die evertebrale einen späteren Erwerb und eine Neubildung darstelle, welche durch die Ausdehnung der Vorderhirnblase nach vorn und durch

die Entwicklung des Geruchsorganes, zu dessen Umhüllung (Nasenkapsel) sie beiträgt, veranlaßt worden sei.

Die zweite Einteilung geht von dem verschiedenen Aussehen aus, welches einzelne Strecken des Primordialcranium durch ihre Beziehungen zu den Sinnesorganen gewinnen. Das vordere Ende der Knorpelkapsel (Fig. 681) nimmt die Geruchsorgane auf, ein folgender Abschnitt erhält Gruben für die Augäpfel, in einem dritten sind die häutigen Gehörlabyrinthe eingebettet, ein vierter endlich vermittelt die Verbindung mit der Wirbelsäule. Auf diese Weise kann man eine Ethmoidal-, eine Orbital-, eine Labyrinth- und eine Occipitalregion unterscheiden.

Bei den höheren Wirbeltieren, bei welchen später in mehr oder minder hohem Grade Verknöcherungsprozesse eingreifen, erreicht das Primordialcranium eine weniger vollkommene Ausbildung; seine Wände bleiben dünner und erhalten an einzelnen Stellen sogar Öffnungen, die durch Bindegewebsmembranen verschlossen werden. Besonders bei den Säugetieren und beim Menschen wird das knorpelige Primordialcranium nur in unvollkommener Weise angelegt; seine Decke verknorpelt nur in der Umgebung des Hinterhauptloches, während sie in der Gegend, wo später die Stirn- und Scheitelbeine liegen, häutig bleibt. Eine größere Dicke erreicht der Knorpel an der Schädelbasis und in der Umgebung des Geruchsorganes und des häutigen Labyrinths, wo er die Nasen- und Ohrkapseln erzeugt.

Über das Primordialcranium des Menschen liegen eingehendere Untersuchungen von HANNOVER und JACOBY vor. Einen vortrefflichen Einblick in seine Beschaffenheit geben die Fig. 682—683. Sie sind von GAUPP nach einem Wachsmodell gezeichnet, welches vom Kopfskelett eines menschlichen Embryos aus dem 3. Monate im anatomisch-biologischen Institut unter meiner Leitung angefertigt worden ist. Fig. 682 gibt eine Ansicht des knorpeligen Schädelgrundes bei Betrachtung von oben; Fig. 683 dagegen von der Seite. Alle Teile des Skeletts, welche aus hyalinem Knorpel bestehen, haben, um eine bessere Unterscheidung zu ermöglichen, einen blauen Farbton erhalten, während mehrere im Knorpel entstandene Knochenkerne, auf welche später noch genauer eingegangen werden wird, ohne Farbton ausgeführt sind.

Wie man auf den ersten Blick sieht, ist beim Menschen eine allseitig geschlossene, knorpelige Schädelbasis wie bei den Selachiern (Fig. 681) nicht mehr zur Entwicklung gekommen. Denn in der ganzen oberen Hälfte des Schädels fehlt jede Spur von Knorpelgewebe; hier findet sich nur eine dünne, bindegewebige Schicht, welche schon auf früheren Stadien die Hirnblasen einhüllt und als häutiges Primordialcranium unterschieden wird. Sie gibt den Mutterboden für verschiedene Belegknochen ab, die in der Figur nicht mit abgebildet sind. Dagegen ist die ganze Schädelbasis mit einem angrenzenden Teil der Seitenwand in Hyalinknorpel umgewandelt. In der Nasal- und Ethmoidalregion des Kopfskeletts sieht man nicht nur die Nasenscheidewand (Fig. 683 Sept. nas.), sondern auch die seitliche Begrenzung (Caps. nas.) und die Decke der Riechhöhlen (Fig. 682 Lamin. cribros.) durch dünne Lamellen von Knorpelgewebe gestützt. An der Nasenscheidewand finden sich die JACOBSONschen Knorpel (Cartilagines paraseptales, SPURGAT); „es sind stets zwei vorhanden, an jeder Seite ein größerer und ein kleinerer" (MIHALKOVICS); sie erhalten sich beim Menschen (Fig. 615 *jk*), obwohl sie nicht mehr die schon früher für Säugetiere beschriebene Beziehung

zum JACOBSONschen Organ haben, bis in das postfötale Leben (E. SCHMIDT). Auch an der knorpeligen Seitenwand der Nase springt in der Gegend, wo sich das Tränenbein (Fig. 682 und 683) entwickelt, ein kurzer, runder Knorpelstab vor und umgreift den Tränennasengang von der Seite. „Er verhält sich", wie MIHALKOVICS bemerkt, „zum Oberkieferfortsatz ähnlich wie der MECKELsche Knorpel zum Unter-

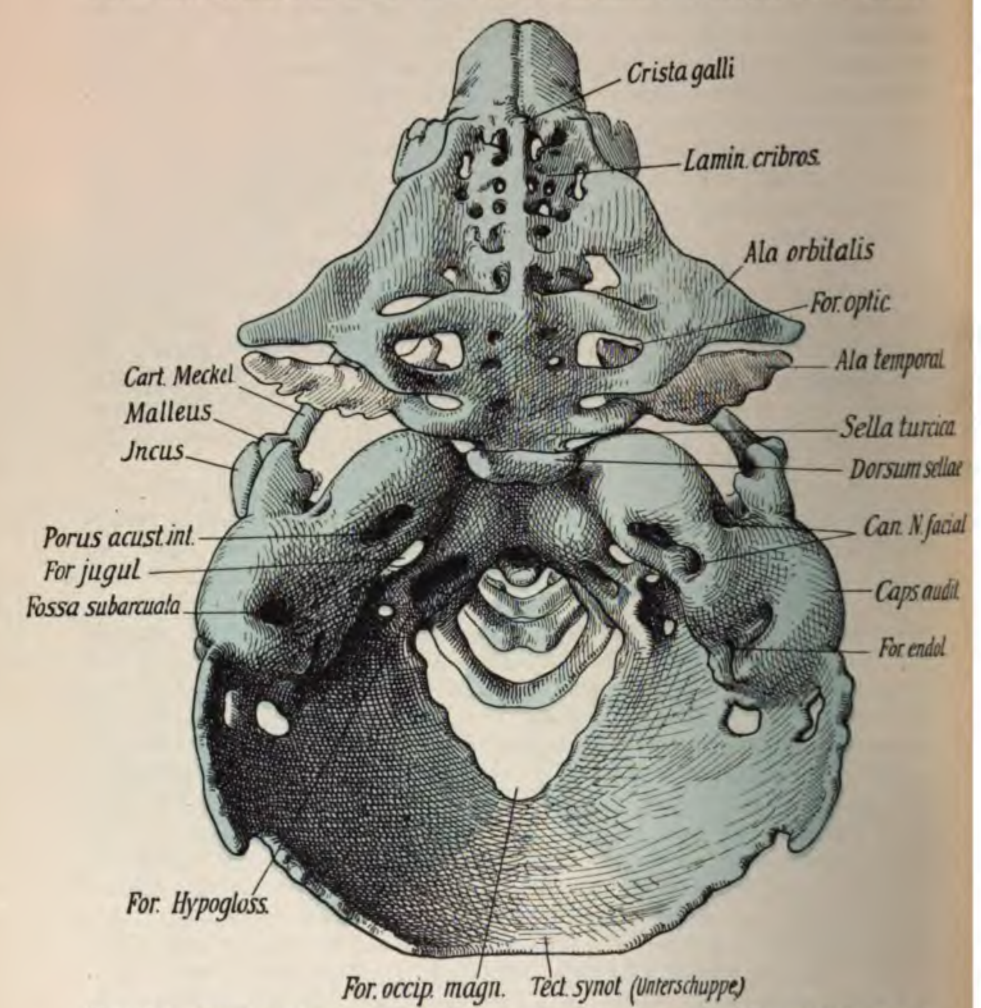


Fig. 682. **Primordialcranium eines menschlichen Embryos von 8 cm Steißscheitellänge aus dem 3. Monat der Schwangerschaft.** Nach O. HERTWIG. Aus einer Serie von Querschnitten wurde das knorpelige Primordialcranium nebst den primären und sekundären Knochen von dem Präparator des Berliner anat.-biol. Instituts H. SPITZ unter meiner Kontrolle nach dem BORNschen Plattenmodellierverfahren rekonstruiert und im ZIEGLERschen Atelier als Unterrichtsmodell ausgeführt. Die Zeichnungen sind der Abhandlung von GAUPP im Handbuch der Entwicklungslehre entnommen. Das knorpelige Primordialcranium und die knorpeligen Teile der ersten Halswirbel haben einen blauen Farbton erhalten; die primären, aus knorpeliger Anlage entstandenen Knochen sind ungefärbt geblieben, die Belegknochen dagegen durch gelben Ton (Fig. 683) kenntlich gemacht. Das Kopfskelett ist etwa um das Vierfache vergrößert.

Ansicht des Kopfskeletts von oben, nachdem alle Belegknochen entfernt sind. Durch das außerordentlich weite Hinterhauptsloch sieht man auch noch die 3 ersten Halswirbel.

kieferfortsatz; an der lateralen Seite beider entwickelt sich Knochengewebe, und der Knorpelfortsatz atrophiert im 6.—7. Monat."

Der Rücken der äußeren Nase ist knorpelig und setzt sich nach hinten kontinuierlich in die gleichfalls knorpelige Decke des Geruchslabyrinths fort, welche von zahlreichen Öffnungen für Äste des Riechnerven durchbohrt (Fig. 682 Lamin. cribros.) und in ihrer Mitte mit einer weit vorspringenden Crista galli versehen ist. Seitwärts geht die Cartilago cribrosa in zwei dünne Knorpelplatten über, welche die Gegend der Pars orbitalis des Stirnbeines einnehmen, die Augenhöhlen von oben decken und sich nach hinten und seitwärts in flügelförmig beschaffene Knorpel (Fig. 682 u. 683 Alae orbital.) fortsetzen, welche den

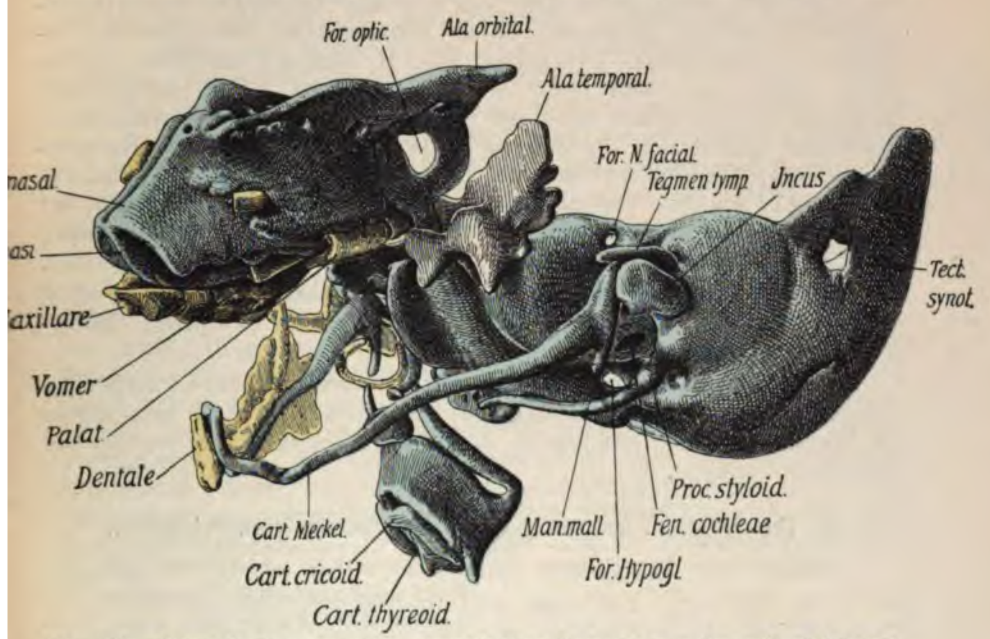


Fig. 683. **Primordialcranium eines menschlichen Embryos von 8 cm Steiß-Scheitellänge aus dem 3. Monat der Schwangerschaft, von der linken Seite gesehen. Ansicht des Kopfskeletts von der Seite.** Nach O. HERTWIG. Auf der linken Hälfte des Schädels sind alle Belegknochen entfernt; mit Ausnahme des Tränenbeins, des Pflugscharbeins und des Gaumenbeins. Das Viszeralskelett, bestehend aus Amboß (*Incus*), Hammer (*Man. mall.*), MECKELschem Knorpel (*Cart. Meckel*), Processus styloideus, Zungenbein, Kehlkopf ist mit dargestellt. Auf der rechten Seite des Schädels, von der man einzelne Teile noch überblickt, sind die Belegknochen nicht entfernt worden. Man sieht daher den Zwischen- und Oberkiefer (*Maxillare*) und das Gaumenbein der rechten Seite; ferner den knöchernen Unterkiefer (*Dentale*), an dessen Innenfläche der dazu gehörige, ihm dicht anliegende MECKELsche Knorpel seinen Weg nimmt.

kleinen Keilbeinflügeln entsprechen und eine sehr weite Öffnung für den Durchtritt des Sehnerven (For. optic.) enthalten. Der vordere, zur Seite der Cartilago cribrosa gelegene Teil dieser horizontalen Knorpelplatte muß später rückgebildet werden, während der hintere, seitwärts mehr vorspringende Abschnitt zu den Alae orbitales verknöchert.

In der Mitte der Schädelbasis ist die Keilbeingegend schon im knorpeligen Zustand in ihrer charakteristischen Form vorgebildet: die Sattelgrube (Fig. 682 Sella turcica), das davor gelegene Tuberculum ephippii und die weit vorspringende Sattellehne (Dorsum sellae).

Seitwärts von der Sattelgrube geht das Knorpelgewebe kontinuierlich in zwei flügelartige Knochenfortsätze über, in die Alae temporales des Keilbeines, welche auf einem noch jüngeren Stadium ebenfalls aus Knorpel bestanden. (Siehe hierüber auch S. 713.)

Die ganze hintere Hälfte der Schädelbasis, welcher die Labyrinth- und Occipitalregion angehört, stellt einen dicken, nach vorn mit dem Keilbeinkörper kontinuierlich zusammenhängenden Ring von Knorpelgewebe dar, welcher das bei jungen Embryonen außerordentlich weite Hinterhauptsloch (Fig. 682 For. occip. magn.) einschließt. Nach den Kanälen, die den Knorpel durchsetzen, und nach der Modellierung der Oberfläche sind in der Labyrinth- und Occipitalregion deutlich folgende Teile zu unterscheiden: der von der Sattellehne zum Hinterhauptsloch schräg abfallende Clivus Blumenbachii, die Pars condyloidea mit dem Canalis hypoglossi (For. Hypogloss.), die Pars petrosa (Caps. audit.) mit dem Porus acusticus internus. Pars condyloidea und Pars petrosa gehen teils mit ihrem Knorpelgewebe kontinuierlich ineinander und in den knorpeligen Körper des Keil- und Hinterhauptsbeines über, teils sind sie durch das Foramen lacerum posterius (Fig. 682 For. jugul.) schärfer voneinander geschieden. Erwähnenswert an der Pars petrosa ist auch ein kleiner Fortsatz (Fig. 683 Tegmen tymp.), welcher sich oben her über Hammer und Ambos (Incus) herüberlegt.

Nach hinten geht die knorpelige Pars petrosa (Caps. audit.) ohne Abgrenzung in die Pars mastoidea und diese in die knorpelige Hinterhauptsschuppe über.

Nur an zwei Stellen sind auch im hinteren Teil des knorpeligen Primordialcraniums Verknöcherungen aufgetreten, welche erst später zu besprechen sind, nämlich in den Partes condyloideae und in der Mitte der Schuppe.

b) Das häutige, knorpelige und knöcherne Viszeralskelett.

Außer dem knorpeligen Primordialcranium entwickeln sich am Kopf noch zahlreiche Knorpelstücke, welche den Wandungen der Kopfdarmhöhle zur Stütze dienen, in ähnlicher, wenn auch nicht direkt vergleichbarer Weise, wie im Bereich der Wirbelsäule die in den Rumpfwandungen entstandenen Rippen (Fig. 681). Sie bilden zusammen einen Skelettapparat, der in der Reihe der Wirbeltiere sehr tiefgreifende, interessante Metamorphosen erfährt. Während er bei den niederen Wirbeltieren eine mächtige Entfaltung erreicht, verkümmert er zum Teil bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren; mit dem Teil aber, welcher bestehen bleibt, gibt er die Grundlage für den Gesichtsschädel ab. Ich beginne mit einer kurzen Skizze der ursprünglichen Verhältnisse niederer Wirbeltiere, besonders der Selachier.

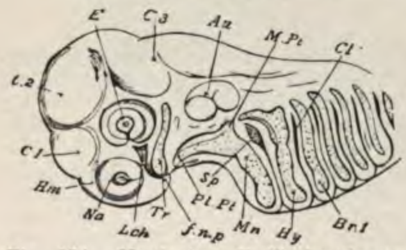


Fig. 684. **Kopf eines Haifischembryos von 11 Linien Länge.** Aus Parker. *Tr* Rathkesche Schädelbalken; *Pl.Pt* Palato-Quadratum; *Mn* Mandibularknorpel; *Hy* Hyoidbogen; *Br'* erster Kiemenbogen; *Sp* Spritzloch; *Cl'* erste Kiemenspalte; *Lch* Rinne unter dem Auge; *Na* Nasenanlage; *E* Augapfel; *Au* Ohrblase; *C. 1, 2, 3* Gehirnblasen; *Hm* Hemisphären; *f.n.p.* Stirn-Nasenfortsatz.

Wie schon in einem früheren Kapitel (S. 409) beschrieben worden ist, werden die Seitenwände der Kopfdarmhöhle von den Schlundspalten durchsetzt, deren Zahl sich gewöhnlich bei den Haien auf sechs beläuft (Fig. 684). Die Substanzstreifen, durch welche die Spalten getrennt werden, heißen die häutigen Schlund- oder Viszeralbogen. Sie bestehen aus einer bindegewebigen Grundlage, die nach außen vom Epithel überzogen wird, aus quergestreiften Muskelfasern und aus den Schlundbogengefäßen (s. S. 669). Sie werden, da sie verschiedene Aufgaben zu erfüllen haben und demgemäß auch eine verschiedene Form gewinnen, als Kiefer-, Zungenbein- und Kiemenbogen unterschieden. Der vorderste von ihnen ist der Kieferbogen; er dient zur Begrenzung der Mundhöhle. Ihm folgt, nur durch eine rudimentäre Schlundspalte, das Spritzloch, getrennt, der Zungenbeinbogen, welcher zum Ursprung der Zunge in Beziehung steht. An ihn schließen sich gewöhnlich fünf Kiemenbogen an.

Zur Zeit, wo das häutige Primordialcranium verknorpelt, finden auch Verknorpelungsprozesse im Bindegewebe der häutigen Schlundbogen statt und lassen die knorpeligen Schlundbogen (Fig. 681) entstehen. Diese zeigen eine regelmäßige Gliederung in mehrere übereinander gelegene, durch Bindegewebe beweglich verbundene Stücke.

Der Kieferbogen zerfällt auf jeder Seite in ein knorpeliges Palatoquadratum (Fig. 681 *O*) und in einen Unterkiefer (Mandibulare). Dieselben tragen in der sie überziehenden Schleimhaut die Kieferzähne. Die beiden Unterkiefer werden in der Medianebene durch eine straffe Bindegewebsmasse untereinander verbunden. Die folgenden Schlundbogen haben dagegen das Gemeinsame, daß ihre beiden, in mehrere Stücke gegliederten Seitenhälften ventralwärts durch ein unpaares Verbindungsstück, die Copula, in ähnlicher Weise wie die ventralen Rippenenden durch das Brustbein zusammenhängen. Die Stücke des Zungenbeinbogens bezeichnet man in der Reihenfolge von oben nach unten als Hyomandibulare und Hyoid und die Copula als Os entoglossum.

Bei den Säugetieren und dem Menschen (Fig. 393, 395, 398) werden im häutigen Zustand ähnliche Gebilde wie bei den Selachiern angelegt, gehen aber in der Folgezeit nur zum kleinen Teil in knorpelige Stücke über, die auch ihrerseits niemals eine ansehnlichere Entfaltung erlangen und zugleich ihre ursprüngliche Funktion eingebüßt haben. Sie helfen den Gesichtsteil des Kopfskeletts bilden. Zum Teil haben sie uns schon in früheren Kapiteln, bei Besprechung des Kopfdarmes und des Geruchsorganes, beschäftigt. Ich muß daher des Zusammenhanges wegen manches schon früher über das Viszeralskelett Vorgetragene wiederholen.

Bei sehr jungen menschlichen und Säugetierembryonen wird die Mundöffnung von der Seite und von unten durch die paarigen Oberkiefer- und Unterkieferfortsätze begrenzt (Fig. 393, 397, vgl. S. 407). Die ersteren stehen in der Medianebene weit auseinander, indem sich von oben her der unpaare Stirnfortsatz zunächst als ein breiter, hügeliger Vorsprung zwischen sie hineinschiebt. Später wird der Stirnfortsatz gegliedert, indem sich auf seiner gewölbten Fläche die beiden Geruchsgrübchen mit den zum oberen Mundrand führenden Nasenrinnen entwickeln (vgl. S. 622); er zerfällt dann in die äußeren und die inneren Nasenfortsätze. Die äußeren Nasenfortsätze werden vom Oberkiefer-

[illegible] getrennt, welche [illegible] des Tränenkanal[illegible].

[illegible]bogen folgt nach hinten [illegible] getrennt durch eine kleine [illegible] trompete wird. An [illegible] mit drei Schlundfurchen [illegible] Bestand sind.

[illegible] Stadium finden Verschmelzungen [illegible] enden Fortsätzen statt [illegible] sätze sich weiter nach [illegible] Nasenfortsätze, verwachsen [illegible] zusammenhängenden oberen Mundrand. [illegible] Nasenrinne in einen Kanal [illegible] dicht hinter dem Oberkiefer [illegible] der häutige Ober- und [illegible] indem die sie überziehende Haut [illegible] und die Lippen bildet. [illegible] Mundöffnung übernehmen.

[illegible] mit der Entwicklung des [illegible] wesentlichen ihrer Vollendung [illegible] (vgl. S. 626–628). [illegible] häutigen Oberkiefer[illegible] zwei nach innen [illegible] Mundhöhle vorspringende Leisten ihre Entstehung (Fig. 685 u. 615) und vergrößern sich zu den in horizontaler Richtung sich ausbreitenden Gaumenplatten. In der Medianebene treten dieselben zusammen und verschmelzen untereinander und mit dem mittleren Teil des Stirnfortsatzes, der sich mittlerweile unter Vergrößerung des Geruchsorganes zur Nasen[illegible]. So ist von der primären Mund[illegible] worden, welcher zur Vergrößerung [illegible] durch die Choanen in die Rachen[illegible] neue Decke der Mundhöhle ent[illegible] harten und in weichen Gaumen



Mundhöhlendecke eines menschlichen Embryo mit Anlage der Gaumenfortsätze. [illegible]

[illegible] Zustand ausgebildeten Gesicht führt [illegible] Sonderung herbei. Indessen [illegible] zu den Selachiern nur kleine [illegible], welche teils wieder rück[illegible] teils als Gehörknöchelchen im [illegible] finden, teils sich zum Zungenbein [illegible]

[illegible] sich gestalten, werde ich zuerst [illegible]embryonen, alsdann für mensch[illegible]

Bei einem 2 cm langen Schafsembryo findet man nach der Darstellung von SALENSKY (Fig. 686) zwei lange und dünne, zylindrische Knorpelstäbe, den einen vor, den anderen hinter der 1. Schlundspalte; mit ihren oberen (dorsalen) Enden stoßen sie an die Labyrinthregion des Primordialschädels an und sind hier untereinander durch embryonales Bindegewebe verbunden. Bei älteren Embryonen (Fig. 687) wird der 1. Schlundbogen immer deutlicher in zwei kleinere Stücke und in ein größeres Stück durch Einschnürungen an seinem oberen Ende gegliedert. Das erste kleine, der Labyrinthwand am nächsten gelagerte Stück nimmt allmählich die Form des Amboß (*am*) mit seinen Fortsätzen an, das zweite wird zum Hammer (*ha*); beide hängen durch Bindegewebsmasse zusammen. Das dritte Stück (*mk*) ist von beträchtlicher Länge; es ist in den häutigen Unterkiefer als drehrunder Stab eingeschlossen und wird zu Ehren seines Entdeckers als MECKELscher **Knorpel** bezeichnet. Mit der Anlage des Hammers bleibt es noch längere Zeit durch eine dünne Knorpelbrücke in Verbindung, auf welcher sich durch periostale Verknöcherung der lange Hammerfortsatz später entwickelt. Der 2. Schlundbogen (*zb*) bildet das Zungenbein.

Fig. 686.

Fig. 687.

Fig. 686 und 687. **Die herauspräparierten Meckelschen und Reichertschen Knorpel mit der Anlage der Gehörknöchelchen von einem 2,7 cm langen Embryo vom Schaf.** Nach SALENSKY.

Fig. 686. *mk* MECKELscher Knorpel; *ha* Hammer; *am* Amboß (langer Fortsatz); *am*¹ kurzer Fortsatz des Amboß; *zb* knorpeliger Zungenbeinbogen.

Fig. 687. *am* Amboß; *am*¹ kurzer Fortsatz desselben; *ha* Hammer; *hah* Hammergriff; *st* Steigbügel; *mk* MECKELscher Knorpel; *zb* knorpeliger Zungenbeinbogen.

Bei menschlichen Embryonen aus dem 3., 4. und 5. Monat beobachtet man ähnliche Bildungen wie die eben beschriebenen. Das schon oben besprochene Wachsmodell des menschlichen Primordialcranium zeigt uns bei seitlicher Ansicht (Fig. 683) der Labyrinthregion von außen dicht anliegend ein kleines Knorpelchen, welches sich nach seiner Form leicht als Amboß (Incus) erkennen läßt. Mit ihm artikuliert der Hammer, welcher mit seinem langen Fortsatz kontinuierlich in den MECKELschen Knorpel (Cart. Meckel) übergeht. Dieser reicht ventralwärts bis zur Mittellinie herab und vereinigt sich mit dem gleichen Stück der anderen Seite durch Bindegewebe zu einer Art Symphyse.

Noch deutlicher sind die genannten Teile in Fig. 688 zu sehen, in welcher die Labyrinthregion des in Fig. 683 abgebildeten Modells für sich allein stärker vergrößert ist.

Sehr lehrreich für die Entwicklung des Viszeralskeletts sind auch die Fig. 689 und 690.



Fig. 688. **Labyrinthregion eines menschlichen Embryos.** Nach dem Modell (Fig. 683) stärker vergrößert (Photographie eines ZIEGLERschen Modells). *1* Steigbügel; *2* Amboß; *3* Hammer; *4* Manubrium mallei; *5* langer Hammerfortsatz, der sich in den MECKELschen Knorpel fortsetzt; *6* Os angulare; *7* Annulus tympanicus; *8* MECKELscher Knorpel; *9* Griffelfortsatz. Nach O. HERTWIG.

Fig. 689 zeigt die knorpeligen, an ihrem blauen Farbton unterscheidbaren Teile des Viszeralskeletts von einem 3 Monate alten menschlichen Embryo präpariert: Hammer und Amboß in ihrer Verbindung mit der inneren Fläche des Trommelfelles, ferner die Fortsetzung des langen Hammerfortsatzes in den MECKELschen Knorpel, der in einer Rinne an der Innenfläche des knöchernen Unterkiefers, der uns später noch beschäftigen wird, eingebettet ist.

Fig. 690, welche sich schon in KÖLLIKERS Lehrbüchern als Holzschnitt findet, stellt den Kopf und Hals eines schon älteren menschlichen Embryos aus dem 5. Monat dar. Hier sind die kleinen Knorpelchen des Viszeralskeletts nach Abtragung der Haut durch Präparation freigelegt: der



Fig. 689. **Knöcherner Unterkiefer mit dem Meckelschen Knorpel eines menschlichen Fötus vom Ende des 3. Monats.** Nach KOLLMANN. Der Unterkiefer ist isoliert, von innen gesehen, so daß der MECKELsche Knorpel der ganzen Länge nach sichtbar wird; der Hammer ist noch mit ihm in kontinuierlicher Verbindung. An dem Amboß ist der kurze und lange Fortsatz deutlich erkennbar. Der MECKELsche Knorpel liegt in einer Furche des Unterkiefers unterhalb der Ansatzlinie des Musculus mylohyoideus. Das Vorderende biegt mit einem hakenförmigen Schenkel um (Hamulus processus Meckelii [HANNOVER]).

ıoß (*am*), der Hammer (*ha*) und der mit ihm zusammenhängende KELsche Knorpel (*Mk*). Nach hinten vom 1. Viszeralbogen folgt iniger Entfernung der 2. oder der Zungenbeinbogen, welcher der REICHERTsche Knorpel genannt wird; er ist in drei Abitte gesondert. Der oberste Abschnitt ist mit der Labyrinthn, dem noch knorpeligen Felsenbein, verschmolzen und stellt die ge des Griffelfortsatzes (Proc. styloideus) dar (Fig. 683 Proc. styloid. 690 *grf*); der mittlere Abschnitt ist beim Menschen bindegewebig gelen und bildet ein Band, das Ligamentum stylohyoideum (Fig. 690 *lsth*), end er bei vielen Säugetieren zu einem ansehnlichen Knorpel wird; dritte untere Abschnitt liefert das kleine Horn des Zungenbeines 690 *kh*). Dieses kann zuweilen, indem die untere Strecke des Ligatum stylohyoideum verknorpelt, zu ansehnlicher Länge entwickelt und bis dicht zum ren Ende des Griffelatzes hinaufreichen.

Im 3. Schlundbogen nur in der ventralen ke ein Verknorpelungsß ein und läßt auf Seite des Halses die en Zungenbeinhörner 690 *gh*) hervorgehen. le und kleine Hörner n sich an ein unpaares, an gelegenes Knorpel- an, welches einer la des Viszeralskeletts elachier entspricht und Körper des Zungens wird.

Auf Verknorpelungen ch, die in der Gegend ırsprünglich 4. und 5., tigen Schlundbogens ehen, läßt sich der rung des Schildknor- nach den Unterıngen von DUBOIS GEGENBAUR zurückn (Fig. 683).

Fig. 690. **Kopf und Hals eines menschlichen Embryos von 18 Wochen mit freigelegtem Viszeralskelett.** Vergrößert. Nach KÖLLIKER. Der Unterkiefer ist etwas abgehoben, um den MECKELschen Knorpel zu zeigen, der zum Hammer führt. Das Trommelfell ist entfernt und der Paukenring (Annulus tympanicus) sichtbar. *ha* Hammer, der noch ohne Unterbrechung in den MECKELschen Knorpel *MK* übergeht; *uk* knöcherner Unterkiefer (Dentale), mit seinem am Schläfenbein artikulierenden Gelenkfortsatz; *am* Amboß; *st* Steigbügel; *pr* Paukenring (Annulus tympanicus); *grf* Griffelfortsatz; *lsth* Ligamentum stylohoideum; *kh* kleines Horn des Zungenbeines; *gh* großes Horn des Zungenbeines.

Zum Viszeralapparat gehört auch das 3. Gehörknöchelchen, der **bügel** (Fig. 688[1] und 690 *st*); er blieb bisher unerwähnt, weil über Entwicklung sehr verschiedene Meinungen bestanden haben und Teil noch bestehen. Nach der ursprünglichen Ansicht von REICHERT, uch GEGENBAUR zu teilen geneigt ist, soll der Steigbügel vom ten Ende des Zungenbeinbogens abstammen. KÖLLIKER dagegen e ihn auf den 1. Viszeralbogen zurück. Eine dritte Ansicht äußerten BER und PARKER: nach ihnen soll der Steigbügel gleich in Beng zur Fenestra ovalis aus der äußeren Labyrinthwand entstehen, ısam als ob er aus ihr herausgeschnitten sei. Endlich nehmen noch NSKY, GRADENIGO und RABL für den Steigbügel einen dopen Ursprung aus zwei verschiedenen Teilen an. Die in

das ovale Fenster eingelassene Platte des Steigbügels soll sich in der zuerst von GRUBER und PARKER, jetzt wieder von GRADENIGO betonten Weise aus der knorpeligen Labyrinthkapsel differenzieren, ihre Entwicklung mithin mit dem übereinstimmen, was STÖHR für das Operculum der Amphibien beschrieben hat. Der ringförmige Teil des Steigbügels dagegen soll von dem oberen, der Labyrinthkapsel anliegenden Ende des 2. Schlundbogens abstammen (GRADENIGO, RABL). Beide Anlagen des Steigbügels sollen sehr frühzeitig untereinander verschmelzen und ein kleines Knorpelstückchen darstellen, das einerseits durch ein linsenförmiges Verbindungsstück (Os lentiforme) mit dem Amboß artikuliert, andererseits mit seiner plattenförmigen Basis in der Fenestra ovalis festsitzt.

Nach neueren Untersuchungen (BAUMGARTEN, JACOBY, ZONDEK) scheint mir der Steigbügel ein einheitliches Skelettstück zu sein, welches sich im obersten Teil des häutigen Zungenbeinbogens in unmittelbarer Nähe der knorpeligen Ohrkapsel anlegt. Seine ringförmige Beschaffenheit rührt daher, daß sein Bildungsgewebe von einem kleinen Ast der Carotis interna, der Arteria mandibularis oder Perforans stapedia, durchbohrt wird. Diese bildet sich später beim Menschen und einigen Säugetieren vollständig zurück, während sie bei anderen (Nagern, Insektenfressern usw.) als ziemlich ansehnliches Gefäß erhalten bleibt.

Für die hier vertretene Ansicht, daß der Steigbügel dem zweiten, Hammer und Amboß dem ersten Schlundbogen angehören, spricht auch das wichtige Verhältnis der Nervenverteilung am Musculus stapedius und am Tensor tympani, wie kürzlich in zutreffender Weise von RABL hervorgehoben worden ist. Der Muskel des Steigbügels wird von dem Nerv des zweiten Schlundbogens, dem Facialis, versorgt; er bildet eine zusammengehörige Gruppe mit dem M. stylohyoideus und dem hinteren Bauch des Biventer; der Muskel des Hammers empfängt einen Ast des Trigeminus, welcher der Nerv des Kieferbogens ist.

Die Trennung der Innervationsgebiete macht sich auch sonst noch an den Gaumenmuskeln geltend, von denen der eine, der Tensor veli palatini, vor der EUSTACHIschen Röhre, dem Rest der 1. Schlundspalte entspringt und daher dem Trigeminus zugeteilt ist, während der Levator veli palatini und Azygos uvulae hinter ihr liegen und, weil zum Zungenbeinbogen gehörig, Zweige des Facialis empfangen (RABL).

Ursprünglich befinden sich alle Gehörknöchelchen, in weiches Gallertgewebe eingebettet, außerhalb der Paukenhöhle, die noch als eine enge Spalte erscheint. Erst nach der Geburt ändert sich dieses Verhältnis. Unter Aufnahme von Luft weitet sich die Paukenhöhle aus, ihre Schleimhaut stülpt sich zwischen die Gehörknöchelchen ein, wobei das eben erwähnte Gallertgewebe einem Schrumpfungsprozeß anheimfällt. Gehörknöchelchen und Chorda tympani kommen so scheinbar frei in die Paukenhöhle zu liegen; genau betrachtet aber sind sie nur in dieselbe vorgeschoben, da sie auch beim Erwachsenen noch in Schleimhautfalten eingeschlossen sind und dadurch mit der Wand der Paukenhöhle ihren ursprünglichen und genetisch begründeten Zusammenhang bewahren.

Bis jetzt ist im großen und ganzen der Aufbau des Kopfskeletts noch ein einfacher. Dagegen erreicht er auf dem dritten Entwicklungsstadium mit dem Eintritt des Verknöcherungsprozesses in kurzer Zeit

eine sehr hohe Komplikation. Die Komplikation wird namentlich dadurch herbeigeführt, daß sich zwei vollständig verschiedene Knochenarten entwickeln, von denen man die einen als primordiale, die anderen als Deck- oder Belegknochen bezeichnet hat.

Primordiale Knochen sind solche, die sich aus dem knorpeligen Primordialskelett selbst entwickeln. Entweder entstehen hierbei, wie es bei der Verknöcherung der Wirbelsäule, der Rippen und des Brustbeines beschrieben wurde, Knochenkerne im Innern des Knorpels nach Erweichung und Auflösung seiner Grundsubstanz, oder es ändert die Knorpeloberhaut (das Perichondrium) ihre bildende Tätigkeit und scheidet anstatt Knorpelschichten Knochengewebe auf den bereits vorhandenen Knorpel aus. Im ersten Fall kann man von einer entochondralen, im zweiten Fall von einer perichondralen Verknöcherung reden. Auf beide Weisen kann das knorpelige Primordialskelett verdrängt und durch ein knöchernes ersetzt werden, wobei in den einzelnen Wirbeltierklassen Knorpelreste in bald größerem, bald geringerem Umfang erhalten bleiben.

Im 3. Monat beginnen am Kopfskelett menschlicher Embryonen schon einzelne primordiale Knochen aufzutreten; sie sind in den Fig. 682 und 683 leicht an dem hellgrauen Ton von dem blau gefärbten Knorpel zu unterscheiden: die großen Keilbeinflügel, die Knochenkerne in den knorpeligen Partes condyloideae und ein Knochenkern in der Hinterhauptsschuppe.

Die Deck- oder Belegknochen dagegen nehmen außerhalb des Primordialschädels in dem ihn einhüllenden Bindegewebe ihren Ursprung entweder in der seine Oberfläche bedeckenden Haut oder in der die Kopfdarmhöhle auskleidenden Schleimhaut. Sie sind daher Verknöcherungen, welche am ganzen übrigen Achsenskelett nicht vorkommen und welche auch dem Kopfskelett ursprünglich fremd sind. Daher kann man sie auf früheren Entwicklungsstadien und in manchen Wirbeltierklassen selbst beim erwachsenen Tiere abpräparieren, ohne den Primordialschädel in irgendeiner Weise zu beschädigen. Anders liegt es bei den primären Knochen, deren Entfernung immer eine teilweise Zerstörung des Knorpelskeletts bedingt.

Wenn die Belegknochen dem Kopfskelett, wie oben gesagt wurde, ursprünglich fremd sind, so erwächst daraus die Frage nach ihrer Herkunft. Zu ihrer Beantwortung muß ich etwas weiter ausholen.

Bei niederen Wirbeltieren entwickelt sich außer dem inneren knorpeligen Achsenskelett noch ein äußeres oder Hautskelett, welches zum Schutz der Körperoberfläche dient, sich aber am Mund auch noch eine Strecke weit in die Kopfdarmhöhle fortsetzt und hier als Schleimhautskelett bezeichnet werden kann. Im einfachsten Zustand besteht es, wie der Schuppenpanzer der Selachier, aus kleinen, dicht beieinander gelegenen Zähnchen, den Placoidschuppen, die aus Verknöcherung von Haut- und Schleimhautpapillen hervorgegangen sind. In anderen Abteilungen der Fische setzt sich der Hautpanzer aus größeren oder kleineren Knochenplatten zusammen, die auf ihrer freien Fläche zahlreiche Zähnchen oder einfachere Stacheln tragen. Sie werden als Schuppen, Schilder, Tafeln, Hautknochen je nach ihrer Form und Größe beschrieben; sie lassen sich aus dem Placoidschuppenpanzer der Selachier in sehr einfacher Weise ableiten dadurch, daß größere

oder kleinere Gruppen von Zähnchen an ihrer Basis verschmolzen sind und so größere oder kleinere Skelettstücke erzeugt haben. Größere Knochenstücke entstehen meist im Bereich des Kopfskeletts und besonders an solchen Stellen, wo knorpelige Teile der Schädelkapsel oder der Schlundbogen dicht an die Oberfläche herantreten. So findet man bei vielen Ganoiden und Teleostiern das Gehirn von einer doppelten Kapsel eingehüllt, von einer inneren, rein knorpeligen oder mit Knochenkernen versehenen Kapsel und von einem ihr unmittelbar aufliegenden, knöchernen Panzer.

Bei den höheren Wirbeltieren wird das Hautskelett meist vollständig rückgebildet, am Kopf aber bleibt es zum großen Teil erhalten und liefert die oben erwähnten Deck- und Belegknochen, die zur Ergänzung und Vervollständigung des inneren Skeletts beitragen.

Fig. 691.



Fig. 692.



Fig. 691. **Pflugscharbein (Vomer) einer 1,3 cm langen Axolotllarve.** Durch Verschmelzung von Zähnen *z*, *z* ist eine zahntragende Knochenplatte in der Schleimhaut entstanden; *z'* in Entwicklung begriffene Zahnspitzchen, die sich später an den Rand der Knochenplatte ansetzen und zu ihrem Wachstum beitragen.

Fig. 692. **Schädel vom Frosch (Rana esculenta).** Ansicht von unten. Nach Ecker. Der Unterkiefer ist entfernt. Auf der linken Seite der Figur sind die Belegknochen vom knorpeligen Teil des Schädels abgelöst worden. *Cocc* Condyli occipitales; *Olat* Occipitale laterale; *GK* Gehörkapsel; *Qu* Quadratum; *Qjg* Quadrato-Jugale; *Pro* Prooticum; *Ps* Parasphenoid; *As* Alisphenoid; *Pt* knöchernes Pterygoid; *PP* Palato-Quadratum; *E* Ethmoid (Os en ceinture); *Pal* Palatinum; *VO* Vomer; *M* Maxilla; *Pmx* Praemaxillare; *N*, *N*¹ knorpeliges Nasengerüst; *II*, *V*, *VI* Austrittsöffnung des N. opticus; Trigeminus und Abducens.

In die ursprüngliche Entwicklung der Deckknochen kann man bei vielen Amphibien noch interessante Einblicke tun (Fig. 691). Pflugschar- und Gaumenbeine zum Beispiel, welche Belegknochen sind, entstehen bei sehr jungen Tritonlarven in der Weise, daß sich in der Schleimhaut zur Mundhöhle kleine Zähnchen (*z'*) bilden, und daß diese dann an ihrer Basis zu kleinen, zahntragenden Knochenplatten (*z*, *z*) verschmelzen. Die Knochenplatten vergrößern sich eine Zeitlang, indem in der benachbarten Schleimhaut weitere Zahnspitzen angelegt werden und sich an ihren Rand neu ansetzen; später verlieren sie häufig den Besatz der Zähnchen, welche resorbiert und zerstört werden.

Der hier geschilderte, ursprüngliche Entwicklungsprozeß der Deckknochen ist bei den meisten Amphibien, man kann sagen, abgekürzt. Bei ihnen werden an den Stellen der Schleimhaut, welche Pflugschar- und Gaumenbein einnehmen, Zahnspitzchen überhaupt

nicht mehr angelegt, sondern es findet in der Gewebsschicht, in welcher sonst die Basen der Zähnchen verschmolzen sein würden, ein Verknöcherungsprozeß direkt statt. In derselben abgekürzten Weise nehmen dann auch die Deckknochen bei allen Reptilien, Vögeln und Säugetieren ihren Ursprung.

Über die ursprüngliche Stellung der Deckknochen zum Primordialskelett geben ebenfalls die Schädel vieler Amphibien (Frosch, Axolot) den besten Aufschluß (Fig. 692). Man findet die Deckknochen locker dem Primordialschädel aufgelagert und kann sie bei einiger Geschicklichkeit leicht entfernen. So sind auf der rechten Seite der untenstehenden Figur die Praemaxillaria (*Pmx*), Maxillaria (*M*), Vomer (*Vo*), Palatinum (*Pa*), Pterygoid (*Pt*), Parasphenoid (*Ps*) mit dargestellt, während sie links abgelöst worden sind. Nach ihrer Ablösung gewinnt man das eigentliche innere Kopfskelett, eine noch zum großen Teil aus dem ursprünglichen Knorpelgewebe bestehende Kapsel (*N*, N^1, *PP*, *Qu*), in welcher aber an einzelnen Stellen Knochenstücke eingelassen sind: die Occipitalia (*Olat*), Petrosa (*Pro*), Ethmoideum (*E*) usw.

Bei den höheren Wirbeltieren, insbesondere bei den Säugetieren, sind das Primordialcranium, die primären Verknöcherungen und die Belegknochen, die bei den Fischen und Amphibien auch beim erwachsenen Tiere leicht voneinander zu unterscheiden sind, nur auf sehr frühen Entwicklungsstadien als gesonderte Teile zu erkennen. Leicht ist ihre Unterscheidung auch noch an dem Wachsmodell vom Kopfskelett des menschlichen Embryos aus dem 3. Monat (Fig. 683 und 693). Hier sind die Belegknochen durch einen gelben Farbton gut kenntlich gemacht: in Fig. 693 das Nasale, das Zygomaticum, die Schuppe des Schläfenbeines (Os squamosum), mit dem Processus zygomaticus, der Annulus tympanicus (Os Tymp.), der knöcherne Unterkiefer (Os dentale), ferner das Tränenbein (Os lacrimale), der Zwischen- und Oberkiefer (Maxilla), endlich die großen Deckknochen des Schädeldaches (Os parietale und frontale). In Fig. 683 bemerkt man auch den Vomer und das Palatinum.

Später wird am Kopfskelett des Menschen, wie überhaupt aller höheren Tiere, eine Unterscheidung zwischen primären und sekundären Knochen immer schwieriger, zuletzt unmöglich. Es hängt dies von verschiedenen Faktoren ab.

Einmal wird das knorpelige Primordialcranium von Anfang an in einem teilweise verkümmerten Zustande angelegt; ein großer Teil seiner Decke fehlt; die so entstandene Öffnung wird durch eine Bindegewebsmembran verschlossen.

Zweitens schwindet das knorpelige Primordialcranium später teils durch Ablösung, teils durch Umwandlung in primordiale Knochen fast vollständig bis auf geringe Reste, welche sich allein in der knorpeligen Nasenscheidewand und den damit verbundenen Knorpeln der äußeren Nase erhalten haben.

Drittens ist am ausgebildeten Schädel eine Unterscheidung der primordialen Knochen und der Deckknochen nicht mehr möglich. Denn diese verlieren ihre oberflächliche Lage, verbinden sich innig mit den aus dem Primordialschädel entstandenen Knochen und bilden mit ihnen, die Lücken ausfüllend, ein festes, geschlossenes Knochengehäuse gemischten Ursprungs.

Viertens verschmelzen beim erwachsenen Tiere vielfach Knochen, die beim Embryo getrennt angelegt werden und sich bei niederen Wirbeltieren auch getrennt erhalten. Es verschmelzen nicht nur Knochen

desselben Ursprungs, sondern auch Beleg- und primordiale Knochen, wodurch die Möglichkeit ihrer Unterscheidung später vollständig aufgehoben wird. Viele Knochen des menschlichen Schädels stellen somit Knochenkomplexe dar.

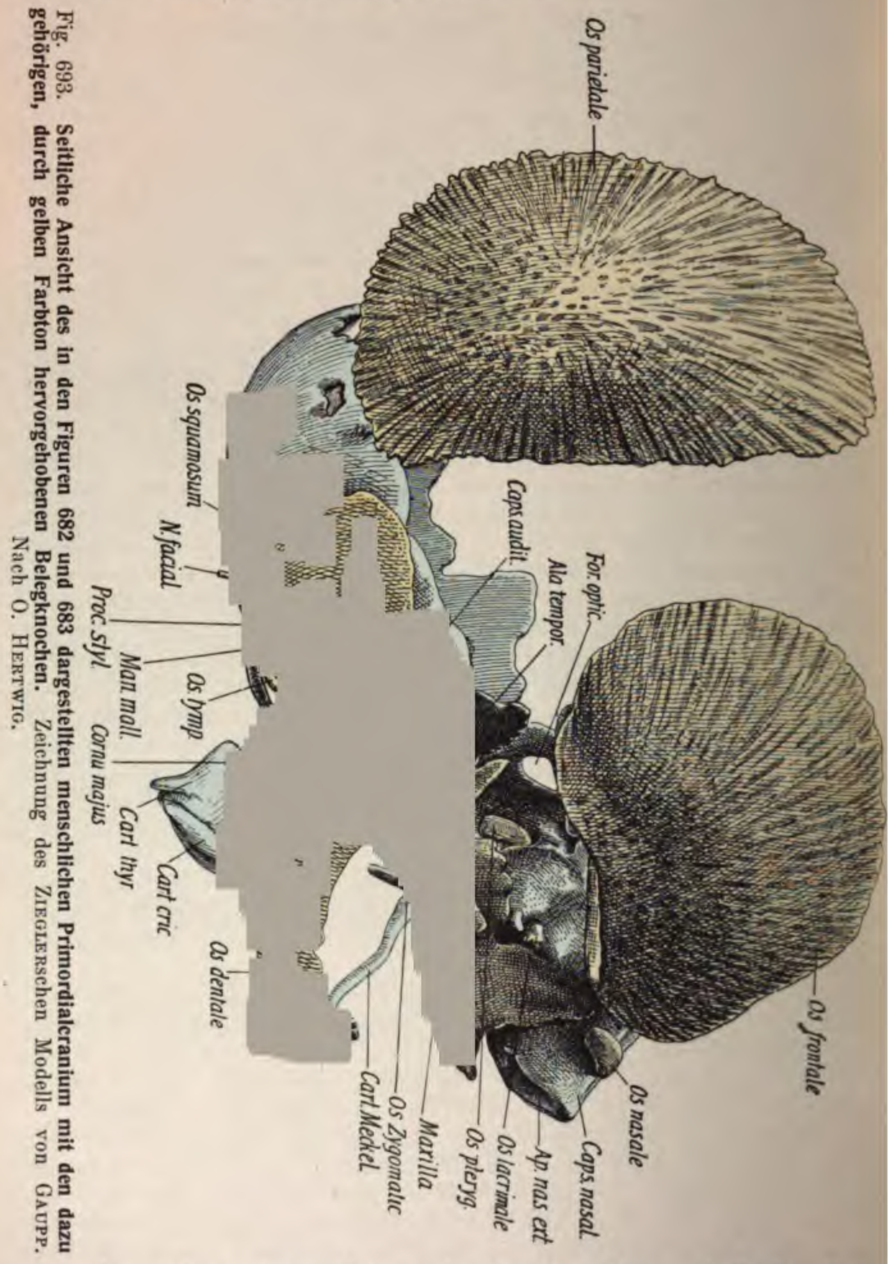


Fig. 693. **Seitliche Ansicht des in den Figuren 682 und 683 dargestellten menschlichen Primordialcranium mit den dazu gehörigen, durch gelben Farbton hervorgehobenen Belegknochen.** Zeichnung des Zieglerschen Modells von Gaupp. Nach O. Hertwig.

Im allgemeinen kann als Regel gelten, daß die Verknöcherungen an der Basis und Seitenwand des Schädels primordiale sind, daß dagegen an der Decke und im Gesicht Belegknochen auftreten.

Im einzelnen gehören zu den primordialen Elementen folgende Teile des menschlichen Schädels: 1. das Hinterhauptsbein mit Ausnahme des oberen Teiles der Schuppe, 2. das Keilbein mit Ausnahme der inneren Lamelle des Flügelfortsatzes, 3. das Siebbein und die Muscheln, 4. die Pyramide und der Warzenfortsatz des Schläfenbeines, 5. die Gehörknöchelchen: Hammer, Amboß, Steigbügel, 6. der Körper des Zungenbeines mit großem und kleinem Horn.

Dagegen sind Belegknochen: 1. der obere Teil der Schuppe des Hinterhauptsbeines, 2. das Scheitelbein, 3. das Stirnbein, 4. die Schuppe des Schläfenbeines, 5. die innere Lamelle des Flügelfortsatzes vom Keilbein, 6. der Annulus tympanicus, 7. das Gaumenbein, 8. Pflugscharbein, 9. Nasenbein, 10. Tränenbein, 11. Jochbein, 12. Oberkiefer, 13. Unterkiefer.

Nach dieser Übersicht lasse ich einige genauere Details über die Entwicklung der oben aufgezählten Kopfknochen folgen.

α) Knochen der Schädelkapsel.

1. Das Hinterhauptsbein stellt zuerst einen das Hinterhauptsloch umgebenden knorpeligen Ring dar, der am Anfang des 3. Monats von drei (Fig. 682), dann von vier Punkten aus zu verknöchern beginnt. Ein Knochenkern bildet sich nach vorn, ein anderer nach hinten vom Hinterhauptsloch (Tect. synot.), zwei weitere zu seinen Seiten. Auf diese Weise entstehen vier Knochen, die je nach dem Grad ihrer Entwicklung durch breitere, später schmälere Knorpelstreifen zusammenhängen. Bei niederen Wirbeltieren, Fischen, Amphibien (Fig. 692 *Olat*) erhalten sie sich in diesem Zustand getrennt und werden als Occipitale basilare, superius und laterale unterschieden.

Zu ihnen gesellt sich bei den Säugetieren und beim Menschen noch ein Deckknochen, der weiter oberhalb des Hinterhauptlochs mit zwei getrennten Verknöcherungszentren im Bindegewebe seinen Ursprung nimmt, das Interparietale. Es beginnt schon im 3. Fötalmonat mit dem Occipitale superius zu verschmelzen und mit ihm zusammen die Schuppe zu bilden, doch so, daß bis zur Geburt eine von links und rechts einspringende Furche die Grenze der beiden genetisch verschiedenen Teile andeutet.

Beim Neugeborenen sind Schuppe, Occipitalia lateralia und O. basilare noch durch schmale Knorpelreste voneinander getrennt. Im 1. Jahre verschmilzt darauf die Schuppe mit den Seitenteilen (Partes condyloideae), und zuletzt verbindet sich mit diesen noch im 3.—4. Jahre der Grundteil (Pars basilaris). Das Hinterhauptsbein ist also ein aus fünf getrennten Knochen entstandener Komplex.

2. Das Keilbein entsteht gleichfalls aus zahlreichen, in der Basis des Primordialcranium auftretenden Knochenkernen, die in niederen Wirbeltierklassen getrennt bleibende Teile der Schädelkapsel darstellen. In der Verlängerung der Pars basilaris des Hinterhauptbeines nach vorn erscheinen in der Gegend der Sattelgrube ein hinteres und ein vorderes Paar von Knochenkernen und bilden die Anlage des vorderen und des hinteren Keilbeinkörpers. Zur Seite derselben entwickln sich besondere Knochenkerne für die kleinen und für die großen Flügel. Beim Menschen treten die Knochenkerne der letzteren in der knorpeligen Anlage des Keilbeines am frühzeitigsten auf (Fig. 682 und 683 Ala temporal.).

Bei den meisten Säugetieren verschmelzen die kleinen Flügel mit dem vorderen, die großen Flügel mit dem hinteren Körper. Es entstehen daher zwei durch einen dünnen Knorpelstreifen getrennte Keilbeine, ein vorderes und ein hinteres, welches sich nach vorn an das Hinterhauptsbein anschließt. Beim Menschen vereinigen sich schließlich noch beide durch Verknöcherung des oben erwähnten Knorpelstreifens zum unpaaren, einfachen, mit mehreren Fortsätzen versehenen Keilbein. Die Verschmelzung der zahlreichen Knochenkerne geht hier in der Reihenfolge vor sich, daß im 6. fötalen Monat die kleinen Keilbeinflügel mit dem vorderen Körper verwachsen, kurz vor der Geburt dieser mit dem hinteren Körper verschmilzt, und im 1. Lebensjahre sich noch die großen Flügel hinzugesellen. Von diesen wachsen nach abwärts die äußeren Lamellen der Flügelfortsätze hervor, während die inneren als Deckknochen angelegt werden. Im Bindegewebe der Seitenwand der Mundhöhle entwickelt sich ein besonderer Verknöcherungsherd und liefert ein dünnes Knochenplättchen, das sich bei vielen Säugetieren als ein besonderes, dem Flügelfortsatz des Keilbeines anliegendes Skelettstück (Os pterygoideum) erhält. Beim Menschen verschmilzt es frühzeitig mit dem Keilbein, obwohl es einen von ihm ganz verschiedenartigen Ursprung hat.

3. Das Schläfenbein ist ein Komplex verschiedener Knochen, die noch beim Neugeborenen zum größten Teil getrennt sind. Das Felsenbein mit dem Warzenfortsatz entwickelt sich mit mehreren Knochenkernen aus dem Teil des Primordialschädels, welcher das Gehörorgan einschließt und daher auch als knorpelige Ohrkapsel bezeichnet worden ist. Mit ihm vereinigt sich nach der Geburt der Griffelfortsatz, der beim Embryo ein Knorpelstück ist, das aus dem oberen Ende des zweiten Schlundbogens hervorgeht und durch einen eigenen Knochenkern selbständig verknöchert.

Zu den primordialen gesellen sich beim Menschen zwei Deckknochen, Schuppe und Paukenteil, welche dem Primordialcranium ebenso fremd sind, wie die Scheitel- oder Stirnbeine. Von ihnen ist der Paukenteil (Fig. 690 *pr*, Fig. 688 7, 689) anfänglich ein schmaler, knöcherner Ring, welcher zur Einrahmung des Trommelfelles dient. Er entwickelt sich im Bindegewebe nach außen von den Gehörknöchelchen, besonders nach außen vom Hammer (*ha*) und von dem mit ihm verbundenen Meckelschen Knorpel (*MK*). So erklärt sich die Lage des langen Fortsatzes des Hammers in der Fissura petrotympanica, wenn bald nach der Geburt die primordialen und die Deckknochen untereinander verschmelzen. Der Paukenring nämlich verbreitert sich allmählich zu einer Knochenplatte, welche dem äußeren Gehörgang zur Stütze dient; die Platte verwächst dann mit dem Felsenbein bis auf eine enge Spalte, die Fissura petrotympanica oder Glaseri, welche offen bleibt, weil hier die Chorda tympani und der lange Fortsatz des Hammers beim Embryo zwischen die Knochen, als sie noch getrennt waren, eingeschoben waren.

Bei niederen Wirbeltieren, aber auch bei vielen Säugern, bleiben die angeführten Stücke getrennt und werden in der vergleichenden Anatomie als Os petrosum, Os tympanicum und Os squamosum unterschieden.

4. Das Siebbein und die Nasenmuscheln sind primordiale Knochen, die sich aus dem hinteren Teil der knorpeligen Nasenkapsel entwick-

während ihr vorderer Teil bestehen bleibt und die knorpelige Nasenscheidewand und die äußeren Nasenknorpel liefert.

„Die Ossifikation beginnt in der Lamina papyracea im 5. Monat. Dann folgt die Verknöcherung der unteren und der mittleren Muschel. Bei der Geburt stehen diese durch knorpelige Teile des Siebbeines in Zusammenhang. Nach der Geburt verknöchert die senkrechte Platte mit der Crista galli zuerst, dann folgt die Ossifikation der oberen Muschel und der allmählich sich bildenden Labyrinthe, von denen aus auch die betreffende Hälfte der Siebplatte verknöchert. Erst vom 5.—7. Jahre tritt eine Vereinigung der beiden seitlichen Hälften mit der Lamina perpendicularis ein" (GEGENBAUR).

Von den Deckknochen des Primordialcranium, die im allgemeinen am Anfange des 3. Monats zu verknöchern beginnen, erhalten sich getrennt: das Scheitelbein, das Stirnbein, Nasenbein, Tränenbein und Pflugscharbein. Von diesen ist das Stirnbein ursprünglich ebenfalls eine paarige Bildung und besteht als solche noch bis ins 2. Lebensjahr hinein, in welchem die Verschmelzung in der Stirnnaht beginnt. Nasen- und Tränenbeine sind Belegknochen der knorpeligen Nasenkapsel (Fig. 683 und 693). Das Pflugscharbein entsteht zu beiden Seiten der knorpeligen Nasenscheidewand im 3. Monat als paarige Bildung (Fig. 683). Die beiden Lamellen verschmelzen später unter Schwund des zwischen ihnen gelegenen Knorpels.

β) Knochen des Viszeralskeletts.

Die übrigen Kopfknochen, welche bisher nicht erwähnt wurden, gehören dem Viszeralskelett an, teils als primordiale, teils als Belegknochen.

Primordiale Teile sind das Zungenbein und die Gehörknöchelchen, Amboß, Hammer und Steigbügel. Sie zeichnen sich durch sehr geringe Dimensionen aus und treten gegenüber den mächtig entwickelten Belegknochen sehr in den Hintergrund. Das Zungenbein beginnt gegen Ende des embryonalen Lebens von mehreren Punkten aus zu verknöchern. Die Gehörknorpel erhalten schon im 4. Monat vom Periost aus einen knöchernen Überzug, innerhalb dessen hier und da Knorpelreste auch beim Erwachsenen bestehen bleiben. Nach neueren Untersuchungen erweist sich der Hammer als ein zusammengesetztes Skelettstück. Der lange Fortsatz nämlich entwickelt sich als ein Belegknochen (Fig. 688 *6*) auf dem Teil des MECKELschen Knorpels (*5*), der zwischen Felsenbein und Paukenring (*7*) hindurchtritt. Während der Knorpel sich rückbildet, verschmilzt der Belegknochen mit dem größeren primordialen Teil des Hammers. Wahrscheinlich entspricht er dem Os angulare niederer Wirbeltiere.

Die Belegknochen des Viszeralskeletts, Oberkiefer, Gaumenbein, Flügelbein, Jochbein und Unterkiefer entwickeln sich in der Umgebung der Mundöffnung im Bindegewebe des häutigen Ober- und Unterkieferfortsatzes.

Die Oberkiefer (Fig. 693) sind Komplexe von zwei Paar Knochen, die sich bei den meisten Wirbeltieren auch getrennt erhalten. Ein Paar entwickelt sich auf den beiden Oberkieferfortsätzen lateral von der knorpeligen Nasenkapsel. Das andere Paar erscheint in der 8.—9. Woche, wie TH. KÖLLIKER genau verfolgt hat, auf dem zwischen beiden Nasenlöchern gelegenen Teil des Stirnfortsatzes. Es entspricht einem wirklichen paarigen Zwischenkiefer (Intermaxillare,

Prämaxillare), und schließt später die Anlagen der vier Schneidezähne in sich ein.

Die zwei Zwischenkiefer verschmelzen beim Menschen frühzeitig mit den Anlagen der zwei Oberkiefer, nachdem sich zuvor die zwei häutigen Oberkieferfortsätze mit den inneren Nasenfortsätzen verbunden haben. An jugendlichen Schädeln bezeichnet noch eine vom Foramen incisivum quer nach außen ziehende, nahtartige Stelle (die Sutura incisiva), welche zuweilen auch beim Erwachsenen erhalten ist, die Grenze zwischen Maxillare und Intermaxillare.

Von den zwei Oberkiefern wachsen frühzeitig horizontale Lamellen in die Gaumenfortsätze hinein und erzeugen mit entsprechenden Fortsätzen der beiden Gaumenbeine den harten oder knöchernen Gaumen (Fig. 683).

Gaumenbeine (Fig. 683 Palat.) und Flügelbeine entwickeln sich in der Decke und Seitenwand der Mundhöhle; sie sind daher Schleimhautknochen. Die Flügelbeine legen sich, wie schon auf S. 718 erwähnt wurde, den knorpeligen, nach vorn gerichteten Auswüchsen der großen Keilbeinflügel an. Bei vielen Säugetieren erhalten sie sich zeitlebens getrennt vom Keilbein, beim Menschen aber verwachsen sie mit ihm und werden nun als innere Lamelle des Flügelfortsatzes von der äußeren Lamelle unterschieden, welche durch Verknöcherung des Knorpels ihren Ursprung nimmt.

Die Vorgänge bei der Entwicklung des Viszeralskeletts, welche hier und in früheren Abschnitten (S. 406 und 627) besprochen worden sind, geben die Grundlage ab für das Verständnis von Mißbildungen, welche beim Menschen ziemlich häufig in der Oberkiefer- und Gaumengegend beobachtet werden. Ich meine die Lippen-, Kiefer- und Gaumenspalten, welche nichts anderes als Hemmungsmißbildungen sind. Sie entstehen, wenn die einzelnen Anlagen, von welchen die Oberlippe, der Oberkiefer und der Gaumen gebildet werden, nicht zur normalen Vereinigung gelangen (Fig. 610, 613–615).



Fig. 694. **Doppelseitige Spalte von Oberlippe, Oberkiefer und Gaumen mit starker Prominenz des Zwischenkiefers bei einem 3 Wochen alten Mädchen.** Ansicht von vorn nach E. SCHWALBE (Die Morphologie der Mißbildungen).

Die Hemmungsmißbildung kann sehr verschiedene Variationen darbieten, je nachdem die Verwachsung gänzlich oder nur teilweise, auf beiden Seiten des Gesichts oder nur einseitig, unterblieben ist.

Bei totaler Hemmung, bei doppelseitiger Gaumen-, Kiefer-, Lippenspalte (Fig. 694) stehen beide Nasenhöhlen mit der Mundhöhle durch eine von vorn nach hinten durchgehende, linke und

rechte Spalte in weitem Zusammenhang. Von oben ragt die Nasenscheidewand frei in die Mundhöhle hinein, nach vorn verbreitert sie sich und trägt hier den mangelhaft ausgebildeten Zwischenkiefer mit den verkümmerten Schneidezähnen. Vor ihm liegt ein kleiner Hautwulst, die Anlage des Mittelstücks der Oberlippe. Seitwärts von den Spalten und den Nasenlöchern, die nach unten keinen Abschluß erhalten haben, liegen die beiden getrennten Oberkieferfortsätze mit den knöchernen Oberkiefern und den Anlagen der Eck- und Backzähne. Von ihnen springen die horizontalen Gaumenplatten nur eine kleine Strecke weit als Leisten in die Mundhöhle vor und haben den Anschluß an die Nasenscheidewand nicht erreicht. In diesem Falle ist mit dem weichen Gaumen auch das Zäpfchen in eine linke und eine rechte Hälfte gespalten (Staphylochisis). Eine derartige Mißbildung ist sehr lehrreich auch für das Verständnis der früher beschriebenen normalen Entwicklungsprozesse.

Wenn die Hemmung nur eine teilweise ist, so kann die Verschmelzung entweder nur an den Oberkieferfortsätzen oder nur an den Gaumenplatten auf einer oder auf beiden Seiten unterbleiben. Im ersten Fall entsteht die Kieferlippenspalte oder sogar nur eine Lippenspalte (Hasenscharte), während harter und weicher Gaumen normal gebildet sind. Im anderen Falle ist der Oberkiefer gut entwickelt und äußerlich von einer Mißbildung nichts wahrzunehmen, während ein einseitiger oder doppelseitiger Spalt durch den weichen Gaumen oder gleichzeitig auch noch durch den harten Gaumen hindurchgeht (Wolfsrachen).



Fig. 695. **Doppelseitige unkomplizierte Oberlippenspalte mit gut entwickeltem Philtrum.** (Nach BRAMAN aus E. SCHWALBE, Die Morphologie der Mißbildungen.)

Eine doppelseitige Oberlippenspalte (Hasenscharte) mit gut entwickeltem Philtrum ohne andere Störungen in der Kiefer- und Gaumenbildung zeigt uns Fig. 695 von einem jungen Kinde.

Mit eingreifenden Metamorphosen ist die Entwicklungsgeschichte des Unterkiefers verbunden. Wie schon früher dargestellt wurde, wird bei den jüngsten Embryonen die Mundhöhle von unten her durch die häutigen Unterkieferfortsätze begrenzt. In ihnen entwickelt sich dann der MECKELsche Knorpel (Fig. 683 Cart. Meckel, 688—690 *MK*), der mit seinem Schädelende die Anlage des Hammers (Fig. 689, 690) liefert und dadurch wieder mit dem Amboß (*am*) in Gelenkverbindung steht (vgl. S. 709 und Fig. 688). An seinem ventralen Ende verbindet er sich in der Mittellinie bei den Säugetieren mit dem entsprechenden Teil der anderen Seite, während beim Menschen ein kleiner Zwischenraum zwischen ihnen bleibt.

Da die oben genannten kleinen Knorpelchen im ersten häutigen Schlundbogen entstanden sind, entsprechen sie in ihrer Lage, nicht minder auch in ihrer gegenseitigen Verbindung und in manchen anderen

Beziehungen den großen Knorpelstücken, die wir oben bei den Selachiern (Fig. 681) als Palatoquadratum (*O*) und Mandibulare (*U*) kennen gelernt haben. Bei den Selachiern dienen Palatoquadratum und Mandibulare als echter Kieferapparat, indem sie auf ihren Rändern die nur in der Schleimhaut befestigten Zähne tragen, und indem sich an ihre Oberfläche die Kaumuskeln ansetzen.

Bei den Säugetieren und dem Menschen ist die Aufgabe der im 1. Schlundbogen entstandenen Knorpel eine wesentlich andere geworden; sie sind in den Dienst des Gehörapparates getreten; eine tiefgreifende, in ihrem Endergebnis wunderbare und höchst bedeutungsvolle Metamorphose hat sich hier vollzogen. Um sie zu verstehen, muß ich ein paar vergleichend-anatomische Tatsachen kurz berühren.

Mit dem Auftreten von Verknöcherungen verliert der primäre Unterkiefer bei den Knochenfischen, Amphibien und Reptilien seine einfache Beschaffenheit und wandelt sich zu einem oft sehr zusammengesetzten Apparat um. Die Verknöcherungen sind wieder in derselben Weise, wie es im Bereich des übrigen Kopfskeletts der Fall ist, von zweierlei verschiedener Art, primäre und sekundäre. Primär ist ein Knochen, der im Gelenkteil des Knorpels auftritt und das Os articulare liefert. Dazu gesellen sich mehrere, im umgebenden Bindegewebe entstehende Belegknochen, von denen zweien, dem Angulare und dem Dentale, eine allgemeine Bedeutung zukommt. Beide legen sich an der Außenseite des Knorpelstabes an, das Angulare nahe am Gelenk, das Dentale nach vorn von ihm bis zur Symphyse. Das Dentale wird ein wichtiges Skelettstück, das eine beträchtliche Größe erreicht, in seinem oberen Rand die Zähne aufnimmt und den MECKELschen Knorpel derart umwächst, daß er fast allseitig in einen knöchernen Zylinder eingeschlossen wird. Der ganze komplizierte Apparat, zusammengesetzt aus mehreren Knochen und aus dem von ihnen eingeschlossenen ursprünglichen Knorpel, bewegt sich im primären Kiefergelenk zwischen Palatoquadratum und Os articulare.

Denselben Anlagen begegnen wir auch bei den Säugetieren und beim Menschen wieder. Im Gelenkteil des Unterkieferknorpels, der die Form des Hammers angenommen hat (Fig. 688 *3*), bildet sich ein besonderer Knochenkern, der dem Articulare anderer Wirbeltiere entspricht. In seiner Nähe erscheint als Belegknochen ein außerordentlich kleines Angulare (*6*), das später mit ihm verschmilzt und den langen Fortsatz des Hammers liefert. Der zweite Belegknochen oder das Dentale (Fig. 683, 693 Os dentale, 689 und Fig. 690 *uk*) erreicht dagegen eine beträchtliche Größe und wird allein zum später funktionierenden Unterkiefer, während die übrigen Teile, welche bei den Knochenfischen, Reptilien und Vögeln im zusammengesetzten Kieferapparat beim Kaugeschäft mitwirken (Palatoquadratum [resp. Quadratum], Articulare, Angulare und MECKELscher Knorpel), ihre ursprüngliche Funktion verlieren und eine anderweite Verwendung finden.

Die wichtigste Veranlassung zu dieser tiefgreifenden Umgestaltung ist wohl hauptsächlich darin zu suchen, daß bei den Säugetieren und beim Menschen sich an Stelle des primären Kiefergelenkes ein neues sekundäres Kiefergelenk entwickelt. Das primäre Kiefergelnk, in welchem das zahntragende Dentale bewegt wird, liegt wie wir oben gesehen haben, zwischen Palatoquadratum und Articulare.

Da nun bei den Säugetieren das Palatoquadratum und das Articulare dem Amboß und dem Hammer entsprechen, so ist im Hammer-

Amboßgelenk das primäre Kiefergelenk niederer Wirbeltiere zu suchen. Vermittels desselben wird bei den Säugetieren und dem Menschen das Dentale nicht mehr bewegt, weil dieses selbst mit der Schädelkapsel eine direktere Gelenkverbindung eingeht. Es sendet nämlich einen Knochenfortsatz, den Processus condyloideus (Fig. 690) nach oben empor und verbindet sich hierdurch mit der Schuppe des Schläfenbeines in einiger Entfernung vor dem primären Gelenk zum sekundären Kiefergelenk, an welchem nur Belegknochen teilnehmen.

Die naturgemäße Folge von der neuen Gelenkbildung ist, daß der primäre Unterkieferapparat für den Kauakt überflüssig geworden ist und in seiner Entwicklung gehemmt wird. Amboß, Hammer und das mit dem letzteren verbundene Angulare werden in Teile des Gehörorganes umgewandelt (s. S. 708). Der übrige Teil des MECKELschen Knorpels (Fig. 683 Cart. Meckel, 689 und 690 *MK*) beginnt beim Menschen vom 6. Monat an zu verkümmern. Eine Strecke, welche vom langen Fortsatz des Hammers an oder von der Fissura petrotympanica bis zur Eintrittsstelle in den knöchernen Unterkiefer am Foramen alveolare reicht, wandelt sich in einen Bindegewebsstreifen, das Ligamentum laterale internum maxillae inferioris, um. Eine kleine Strecke nahe am vorderen Ende erhält schon früh einen besonderen Knochenkern und verschmilzt mit dem Belegknochen. Was sonst noch vom MECKELschen Knorpel im Kanal des Unterkiefers vom Foramen alveolare an eingeschlossen ist, wird allmählich zerstört und aufgelöst, doch werden Reste des Knorpels noch beim Neugeborenen in der Symphyse aufgefunden.

Ursprünglich ist der knöcherne Unterkiefer eine paarige Bildung, bestehend aus zwei zahntragenden Hälften. Diese erhalten sich bei vielen Säugetieren auch getrennt und werden durch Bindegewebe zu einer Symphyse verbunden. Beim Menschen vereinigen sie sich im 1. Lebensjahre durch Verknöcherung des Zwischengewebes zu einem unpaaren Stück.

Eine besondere Eigentümlichkeit zeigt das Gelenkende des sich als Belegknochen entwickelnden Unterkiefers. Anstatt sich direkt durch Verknöcherung der bindegewebigen Grundlage nach Art des vorderen Abschnittes anzulegen, erscheint hier zuerst ein knorpelartiges, aus größeren blasigen Zellen und weicher Zwischensubstanz bestehendes Gewebe, das allmählich in Knochen umgewandelt wird. Es entsteht hierdurch eine gewisse Ähnlichkeit mit der Entwicklung der primordialen Knochen. Daß sie aber nur eine oberflächliche ist, ergibt sich schon aus dem verschiedenen Bau des Kiefergelenkes, auf welchen ich noch einmal in einem späteren Abschnitt zurückkommen werde.

3. Über die Stellung des Kopfskeletts zum Rumpfskelett.

Schon in verschiedenen Abschnitten dieses Lehrbuches, bei Besprechung der Rückensegmente, des Nervensystems, besonders aber jetzt bei Besprechung des Achsenskeletts wurde auf vielfache Übereinstimmungen hingewiesen, welche zwischen Einrichtungen des Kopfes und des Rumpfes wahrgenommen werden. Bei einer kritischen Vergleichung dieser beiden Körperabschnitte erwachsen viele bedeutsame Fragen, welche seit vielen Jahrzehnten die besten Morphologen beschäftigt haben. Es möchte daher hier wohl am Platze sein, auf sie im Anschluß an das mitgeteilte Tatsachenmaterial noch näher einzugehen und die

Stellung zu bestimmen, in welcher Kopf und Rumpf, insbesondere aber das Kopfskelett und das Rumpfskelett zueinanderstehen.

Ehe ich den augenblicklichen Stand der Frage beleuchte, will ich zuvor noch einen kurzen Überblick über die Geschichte der Forschungen geben, welche man unter dem Namen

„der Wirbeltheorie des Schädels"

zusammengefaßt hat.

Das Verhältnis, in welchem der vordere und der hintere Abschnitt des Achsenskeletts im Bauplan der Wirbeltiere zueinander stehen, wurde zum ersten Male am Anfang des vorigen Jahrhunderts, als sich die Schule der Naturphilosophen zu regen begann, einer tieferen, wissenschaftlichen Erörterung unterworfen. Das Problem wurde von zwei verschiedenen Seiten, vom Naturphilosophen OKEN und vom Dichter GOETHE, ohne daß der eine vom anderen beeinflußt worden wäre, in sehr ähnlicher Weise zu lösen gesucht.

Nach der OKEN-GOETHEschen Wirbeltheorie ist der Schädel der vorderste Teil der Wirbelsäule und aus einer kleinen Anzahl umgeänderter Wirbel zusammengesetzt. OKEN unterschied ihrer drei in seinem 1807 erschienenen Programm, mit welchem er eine ihm in Jena übertragene Professur antrat und welches „Über die Bedeutung der Schädelknochen" betiteltet ist. Er nannte sie den Ohr-, Augen- und Kieferwirbel.

Wie ein Rumpfwirbel, so soll auch jeder Kopfwirbel aus mehreren Teilen, aus einem Wirbelkörper, aus zwei Bogenstücken und dem dorsal abschließenden Dorn zusammengesetzt sein. Am deutlichsten glaubten OKEN, GOETHE und ihre zahlreichen Anhänger diese Zusammensetzung am letzten Schädelwirbel, dem Hinterhauptsbein, zu erkennen, an welchem die Basis dem Wirbelkörper, die Gelenkteile den seitlichen Bogen und die Schuppe einem Wirbeldorn verglichen wurden.

Einen zweiten Schädelwirbel erblickte man im hinteren Keilbeinkörper, welcher mit den großen Flügeln und den beiden Scheitelbeinen zusammen einen zweiten Knochenring um das Gehirn bildet.

Einen dritten Wirbel ließ man sich aus dem vorderen Keilbeinkörper, den kleinen Flügeln und dem Stirnbein aufbauen.

Von vielen Forschern wurde als ein vierter, vorderster Schädelwirbel noch das Siebbein aufgeführt. Eine Anzahl von Knochen, welche sich dem Schema nicht fügen wollten, faßte man als Bildungen eigener Art auf, brachte sie teils in Beziehung zu den Sinnesorganen als Sinnesknochen, teils verglich man sie den Rippen des Brustkorbes.

In dieser Form, welche im einzelnen mannigfache Modifikationen untergeordneter Art erfuhr, hat die OKEN-GOETHEsche Wirbeltheorie des Schädels jahrzehntelang die Morphologie beherrscht und die Grundlage zahlreicher Untersuchungen gebildet. Sie hat anregend und befruchtend gewirkt, bis sie bei einer tieferen Einsicht in den Bau der Wirbeltiere als verfehlt und falsch hat aufgegeben werden und der Macht zahlreicher, neu entdeckter Tatsachen weichen müssen.

Denn weder die vergleichende Osteologie des Schädels noch die emporblühende, entwicklungsgeschichtliche Forschung hat in einer befriedigenden Weise zeigen können, welche Knochen als Wirbelstücke wirklich gedeutet werden können. Es tauchten hierüber die verschieden-

artigsten, mehr oder minder willkürlichen Meinungen auf. Auch war eine Einigung über die Anzahl der Wirbel, die im Kopfskelett enthalten sein sollten, nicht zu erzielen. Einige Forscher nahmen ihrer sechs, andere fünf, vier oder selbst nur drei an.

Dem unerquicklichen Zustand, in welchem man ungeachtet der überall auftauchenden Widersprüche gleichwohl an der Wirbeltheorie mit Zähigkeit festhielt, hat HUXLEY zuerst in seinen Elementen der vergleichenden Anatomie durch sachgemäße Kritik ein Ende bereitet. Bei seinen Darlegungen ging er namentlich von einer Reihe *von Tatsachen aus, welche die entwicklungsgeschichtliche Forschung an das Licht gefördert hatte.* Als solche für die Schädelfrage wichtige Errungenschaften sind vor allen Dingen folgende aufzuführen:

Erstens die Entdeckung, daß sich das Kopfskelett wie die Wirbelsäule aus einem knorpeligen Zustand entwickelt, und daß das Gehirn zuerst von einem knorpeligen Primordialkranium eingeschlossen wird (BAER, DUGES, JACOBSON).

Zweitens die vornehmlich durch KÖLLIKER begründete Lehre, daß die Knochen des Kopfskelettes ihrer Entwicklung nach sich in zwei Gruppen sondern, in die primordialen Knochen, welche im Primordialkranium selbst entstehen, und in die sekundären oder Belegknochen, die im einhüllenden Bindegewebe ihren Ursprung nehmen.

Drittens der Einblick, welchen man durch die wichtigen Arbeiten von RAKHTE und REICHERT in die Metamorphosen des Viszeralskeletts und dadurch in die Entwicklung des Kiefergaumenapparates und der Gehörknöchelchen gewann.

Durch eine Prüfung dieser verschiedenen Tatsachen ist HUXLEY zu dem wichtigen und durchaus berechtigten Endergebnis geführt worden, *daß man in keinem einzigen Schädelknochen eine Modifikation eines Wirbels erblicken darf, daß der Schädel ebensowenig eine modifizierte Wirbelsäule, als die Wirbelsäule ein modifizierter Schädel ist; daß vielmehr beide wesentlich gesonderte und verschiedene Modifikationen einer und derselben Bildung sind.*

Während HUXLEY auf einem negativen, die Wirbeltheorie einfach ablehnenden Standpunkt stehen blieb, hat GEGENBAUR die von GOETHE und OKEN angeregte, aber aus Unkenntnis der Tatsachen falsch beantwortete Frage nach der Stellung von Schädel und Wirbelsäule wieder zum Gegenstand tieferen, vergleichenden Studiums gemacht. Indem er richtig erkannte, daß die Aufgabe nur durch genaue *Untersuchung des Primordialskeletts* gelöst werden könne, wählte er zum Untersuchungsobjekt den knorpeligen Schädel der Selachier und suchte in seinem bahnbrechenden Werk: „Das Kopfskelett der Selachier als Grundlage zur Beurteilung der Genese des Kopfskeletts der Wirbeltiere" den Nachweis zu führen, *daß das Primordialkranium durch Verschmelzung aus einer Anzahl den Wirbeln gleichwertiger Segmente entstanden sei.* Daher ersetzte er die OKEN-GOETHEsche *Wirbeltheorie* durch die *Segmenttheorie des Schädels*, wie ich die Lehre von GEGENBAUR zu bezeichnen vorgeschlagen habe.

GEGENBAUR geht von der richtigen Anschauung aus, daß die Segmentierung eines Körperabschnittes sich nicht nur in der Gliederung der Wirbelsäule, sondern auch noch in manchen anderen Einrichtungen zu erkennen gebe, in der Anordnungsweise der Hauptnervenstämme

und in den mit dem Achsenskelett sich verbindenden unteren Bogenbildungen. Er untersucht daher die Hirnnerven der Selachier und gelangt zu dem Schluß, daß sie mit Ausnahme des Riech- und Sehnerven, welche umgewandelte Teile des Gehirns selbst sind, sich ähnlich wie Spinalnerven nach ihrem Ursprung und ihrer peripheren Verbreitung verhalten. Ihre Anzahl bestimmt er auf neun Paar; er folgert hieraus, daß auch die Strecke des Kopfskeletts, welche von den neun wie Rückenmarksnerven segmental angeordneten Hirnnerven durchsetzt wird, neun Wirbelsegmenten gleichwertig und durch eine frühzeitig stattgefundene Verschmelzung entstanden sein müsse.

Von denselben leitenden Gesichtspunkten aus betrachtet Gegenbaur das Viszeralskelett der Selachier. In den Kiefer-, Zungenbein- und Kiemenbogen erblickt er Skelettstücke, welche an der Wirbelsäule durch die Rippen vertreten werden.

Da nun zu je einem Rippenpaar je ein Wirbelsegment gehört, wird ein gleiches Verhalten auch für die Viszeralbogen als ursprüngliche Einrichtung vorausgesetzt. So führt auch diese Betrachtungsweise wieder zu dem Ergebnis, daß das Primordialkranium, da zu ihm wenigstens neun Viszeralbogen als untere Bogenbildungen hinzugehören, wenigstens aus neun Segmenten hervorgegangen sei.

Eine derartige Entstehung nimmt Gegenbaur nur für den hinteren, von der Chorda durchsetzten Abschnitt des Schädels an, in welchem auch allein die austretenden Nerven mit Rückenmarksnerven übereinstimmen. Er unterscheidet ihn daher als **vertebralen** von dem vorderen oder dem **evertebralen Abschnitt**, der keine Segmentierung erkennen läßt und vor dem vorderen Ende der Chorda beginnt. Er deutet den evertebralen Abschnitt als eine Neubildung, welche sich erst später durch Vergrößerung des vertebralen Schädels nach vorn angelegt hat.

Die großen Verschiedenheiten, welche zwischen Schädel und Wirbelsäule bestehen, erklärt Gegenbaur aus Anpassungen, teils aus der mächtigen Entfaltung des Gehirns, teils aus der Beziehung zu den am Kopf gelegenen Sinnesorganen, welche in Gruben und Höhlen des Primordialkraniums aufgenommen werden.

Seit der Zeit, wo Gegenbaur in scharfsinniger Weise seine Segmenttheorie des Schädels aufgestellt hat, ist eine tiefere Erkenntnis des Kopfskeletts noch nach mehreren Richtungen, hauptsächlich durch die entwicklungsgeschichtliche Forschung, angebahnt worden.

Untersuchungen, welche ich am Hautskelett der Selachier, Ganoiden und Teleostier, sowie am Kopfskelett der Amphibien vornahm, lehrten, daß der Unterschied zwischen primordialen und Belegknochen noch ein viel größerer ist, als man ursprünglich annahm. Denn wie aus ihrer Entwicklung hervorgeht, **sind die Belegknochen ursprünglich dem Achsen- und Kopfskelett ganz fremdartige Bildungen, entstanden an der Körperoberfläche, in der Haut und Schleimhaut.** Sie sind Teile eines Hautskeletts, welches bei niederen Wirbeltieren als Schuppenpanzer die Körperoberfläche schützt, Teile, welche sich mit den oberflächlich gelegenen Abschnitten des inneren, primordialen Knorpelskeletts in Verbindung gesetzt haben. Daher sind die Belegknochen bei niederen Wirbeltieren vielfach zahntragende Knochenplatten, welche aus Verschmelzung isolierter Zahnanlagen ihren Ursprung genommen haben, ein Verhältnis, welches sich aus vielfachen Gründen als das ursprüngliche auffassen läßt.

Eine weitere Errungenschaft von großer Tragweite ist die Entdeckung der Muskelsegmente des Kopfes, welche wir BALFOUR, MILNES MARSHALL, GÖTTE, WIJHE, FRORIEP verdanken.

Durch sie wurde eine wichtige Übereinstimmung in der Entwicklung zwischen Kopf und Rumpf ermittelt. Auch in den Kopf dringen die beiden Leibessäcke hinein, auch hier zerfallen die beiden mittleren Keimblätter in Segmente, über deren Anzahl und Bedeutung allerdings die Ansichten noch auseinandergehen, wie schon früher, (s. S. 465) auseinandergesetzt wurde.

Der Kopf ist daher in ähnlicher Weise wie der Rumpf segmentiert, schon zu einer Zeit, wo von der Anlage einer Wirbelsäule oder eines Kopfskeletts noch nicht die ersten Spuren vorhanden sind.

Drittens ist wichtig der Einblick in die Entwicklung der Hirnnerven (BALFOUR, MARSHALL, WIJHE usw.). Es ergab sich eine Übereinstimmung mit der Entwicklung der Rückenmarksnerven, insofern einige Hirnnerven sich dorsalwärts aus einer Nervenleiste wie die sensiblen Rückenmarkswurzeln anlegen, andere ventralwärts aus den Hirnblasen wie vordere Wurzeln hervorwachsen.

Endlich möchte ich noch als einen Fortschritt, welcher auch für das Kopfskelett nicht ohne Belang ist, die veränderte Auffassung anführen, welche wir uns auf Grund der Entwicklungsgeschichte von der Bedeutung der Rückensegmente haben bilden müssen.

Die Rückensegmente sind die eigentlichen Anlagen der Körpermuskulatur. Die erste Segmentierung des Wirbeltierkörpers betrifft die Leibessäcke und die aus ihnen entstehenden Muskelanlagen. Die Segmentbildung steht mit der Entwicklung und Gliederung der Wirbelsäule nur in einem entfernten, indirekten Zusammenhang. Nachdem schon lange Zeit Muskelsegmente angelegt sind, kommt es erst auf einem verhältnismäßig späten Stadium zur Entwicklung einer gegliederten Wirbelsäule. Diese aber entsteht aus einer ungegliederten, bindegewebigen Grundlage durch histologische Metamorphose infolge des Auftretens von Verknorpelungsprozessen.

Alle hier nur kurz berührten Verhältnisse sind von weittragender Bedeutung für die Frage nach der Stellung des Kopf- und Rumpfskeletts zueinander. Denn wie GEGENBAUR mit Recht hervorhebt, hat sich seit der von ihm begründeten Segmenttheorie „die Wirbeltheorie des Schädels immer mehr zu einem Problem der Phylogenese des gesamten Kopfes gestaltet“.

Meine Anschauungen hierüber möchte ich noch in kurzen Zügen im Zusammenhang darlegen:

Theorie über das Verhältnis des Kopfes und seines Skeletts zum Rumpfskelett.

Die Gliederung des Wirbeltierkörpers nimmt ihren Ausgang von den Wandungen der primären Leibessäcke, deren dorsaler an die Chorda und das Nervenrohr angrenzender Abschnitt durch Faltenbildung in hintereinander gelegene Säckchen, die Rückensegmente, zerfällt.

Da sich aus der Wand der Rückensegmente die willkürliche Muskulatur entwickelt, so stellt sie das am frühzeitigsten segmentierte Organsystem der Wirbeltiere dar.

Die „Myomerie“ ist nun wohl die direkte Ursache einer segmentalen Anordnung der peripheren Nervenbahnen, indem die zu einem

Segment zugehörenden Bewegungsnerven sich zu einer vorderen Wurzel an ihrem Austritt aus dem Rückenmark vereinigen, und ebenso die Empfindungsnerven, die von einer entsprechenden Hautstrecke herkommen, zusammen eine sensible Wurzel darstellen.

Zur Zeit, wo sich die Segmentierung der Muskulatur und der peripheren Nervenbahnen schon ausgebildet hat, ist das Skelett noch ungegliedert; denn es wird nur dargestellt durch die Chorda dorsalis. Das weiche Mesenchym, welches die Chorda und das Nervenrohr einhüllt und zum Mutterboden für das später in die Erscheinung tretende gegliederte Achsenskelett wird, ist noch eine zusammenhängende Füllmasse.

In dieser Zeit ist die Sonderung von Kopf und Rumpf schon erfolgt. Sie wird erstens dadurch herbeigeführt, daß sich am vordersten Abschnitt des Körpers die höheren Sinnesorgane anlegen, zweitens dadurch, daß sich das Nervenrohr zu den ansehnlichen Hirnblasen ausweitet, drittens dadurch, daß die Wandungen des Kopfdarms von regelmäßigen Schlundspalten durchbohrt werden und so ebenfalls eine Art von Segmentierung (die Branchiomerie) erfahren.

Der sich in dieser Weise zum Kopf umwandelnde Abschnitt des Körpers ist von Anfang an gegliedert und baut sich aus Segmenten auf, deren Zahl noch strittig ist.

Die Entwicklung von Schlundspalten hat noch weitere Verschiedenheiten zwischen Kopf und Rumpf zur Folge. Der vorderste Teil der Leibeshöhle wird durch das Auftreten der Schlundspalten in mehrere, hintereinander gelegene Kopfhöhlen gegliedert. Indem diese ihren Hohlraum verlieren, hat sich am Kopf eine der Brust- und Bauchhöhle entsprechende Einrichtung zurückgebildet. Ferner entwickeln sich aus den Wandzellen der Kopfhöhlen ansehnliche, quergestreifte Muskelmassen zur Bewegung und Verengerung des einzelnen Abschnittes des Kiemendarms, während am Rumpf die willkürliche Muskulatur nur von den Rückensegmenten abstammt. Diese breiten sich am Rumpf sowohl dorsalwärts über das Nervenrohr, als auch ventral in die Brust- und Bauchwand aus, während sie am Kopf auf einen kleinen Raum beschränkt bleiben und keine reichere Entwicklung erfahren.

Nachdem so Kopf und Rumpf schon in hohem Grade verschiedenartig geworden sind, beginnt sich erst das knorpelige Achsenskelett anzulegen.

Dasselbe ist mithin eine Einrichtung von verhältnismäßig jungem Ursprung, wie es denn auch nur dem Stamme der Wirbeltiere eigentümlich ist und hier selbst ihrem einfachsten Vertreter, dem Amphioxus lanceolatus, noch fehlt.

Das knorpelige Achsenskelett entwickelt sich von vornherein in den beiden Hauptabschnitten des Körpers zum Teil in gleichartiger, zum Teil in ungleichartiger Weise.

Gleichartig ist die Entwicklung, insofern der Verknorpelungsprozeß am Kopf und Rumpf im perichordalen Bindegewebe beginnt, sich dann von oben und unten um die Chorda ausbreitet und sie einscheidet und schließlich sich noch auf die Bindegewebsmembran fortsetzt, welche das Nervenrohr umhüllt.

Die Ungleichartigkeit dagegen spricht sich in der eintretenden oder ausbleibenden Segmentierung aus. Am Rumpf entsteht unter dem Einfluß der Muskulatur eine Gliederung

des knorpeligen Achsenskeletts, indem feste Wirbelstücke mit bindegewebig bleibenden Zwischenwirbelbändern abwechseln. Am Kopf entwickelt sich gleich eine zusammenhängende Knorpelkapsel um die Hirnblasen. Die Gliederung, welche sich hier in anderen Organsystemen, in dem Auftreten der Rückensegmente und in der Anordnung der Hirnnerven ausprägt, hat keine Gliederung des zu ihnen gehörigen Achsenskeletts zur Folge. Bei keinem Wirbeltier ist im Laufe seiner Entwicklung eine wechselnde Folge von Knorpelstücken und von bindegewebigen Zwischenscheiben als erste Anlage des Primordialcranium beobachtet worden. Eine solche aber als ursprünglicheren Zustand vorauszusetzen, scheint keine Veranlassung vorzuliegen. Lassen sich doch in der geringen Entwicklung der aus den Rückensegmenten des Kopfes hervorgehenden Muskeln, in der voluminösen Entfaltung des Gehirns und der Sinnesorgane Faktoren entwickeln, welche den Kopf schon früh zu einem minder beweglichen Abschnitt als den Rumpf gemacht haben. Damit aber kommt für den Kopf die Ursache, welche am Rumpf die Segmentierung des Achsenskeletts notwendig gemacht hat, in Wegfall.

In den letzten Jahren ist von mehreren Seiten (ROSENBERG, STÖHR, FRORIEP) die Ansicht ausgesprochen worden, daß in einigen Wirbeltierklassen die Occipitalregion des Primordialcranium einen Zuwachs durch Verschmelzung mit Wirbelanlagen der Halsregion erfahre und so gleichsam „in stetem kaudalem Vorrücken begriffen sei".

Außer der Gliederung in Wirbel spricht sich eine Segmentierung des Achsenskeletts noch in dem Auftreten von unteren Bogen aus, welche sich von vorn nach hinten in regelmäßiger Folge wiederholen. Sie werden am Kopf als Schlundbogen, am Rumpf als Rippen bezeichnet.

Auch die Lage dieser Skeletteile steht in Abhängigkeit zu den ersten Segmentierungen, von welchen der Organismus der Wirbeltiere betroffen wurde. Denn die Rippen entwickeln sich zwischen den Muskelsegmenten durch Verknorpelungsprozesse in den sie trennenden Bindegewebsblättern, den Zwischenmuskelbändern; die Schlundbogen aber stehen in Abhängigkeit zu den Schlundspalten, durch welche die ventrale Kopfgegend in eine Summe aufeinander folgender Segmente zerlegt worden ist.

Aus dem Bestehen von Rippen und von Schlundbogen läßt sich nicht folgern, daß die dazu gehörige Skelettachse gleichfalls segmentiert gewesen sein müsse. Sie sind nur ein Zeichen für die Segmentierung der Körperregion, zu welcher sie hinzugehören.

Daß bei den ausgebildeten Wirbeltieren die embryonal vorhandene Segmentierung des Kopfes mehr oder minder verloren geht, hängt besonders von zwei Momenten ab. Erstens entwickeln sich die Rückensegmente nur wenig, liefern unbedeutende Muskeln, bilden sich zum Teil ganz zurück, zweitens wird das Viszeralskelett von tief eingreifenden Metamorphosen betroffen. Namentlich bei den höheren Wirbeltieren erfährt es solche Rück- und Umbildungen, daß schließlich nichts mehr von der ursprünglich segmentalen Anordnung seiner Teile (Kiefergaumenapparat, Gehörknöchelchen, Zungenbein) zutage tritt.

B. Die Entwicklung des Extremitätenskeletts.

Der Besprechung des Extremitätenskeletts mögen einige Worte über die Anlage der Gliedmaßen selbst vorausgehen. Die Gliedmaßen

erscheinen zuerst vorn und hinten zur Seite des Rumpfes als kleine Höckerchen (Fig. 696, 369). Daß sie hier mehr der ventralen als der dorsalen Fläche des Körpers angehören, geht daraus hervor, daß sie von den ventralen Ästen der Rückenmarksnerven innerviert werden.

Ferner scheinen die Gliedmaßen zu einer größeren Anzahl von Rumpfsegmenten zu gehören. Es läßt sich dies sowohl aus der Art der Nerventeilung, als auch aus der Abstammung ihrer Muskulatur erschließen. Denn die vorderen und die hinteren Gliedmaßen beziehen ihre Nerven immer von einer größeren Anzahl von Spinalnerven. Die Muskeln aber stammen aus derselben Quelle wie die ganze Rumpfmuskulatur, nämlich von den Muskelsegmenten ab.

Bei den Säugetieren und dem Menschen hat man die Abstammung der Muskulatur noch nicht feststellen können. Denn die Gliedmaßenhöcker bestehen aus einer Masse dicht gedrängter, kleiner Zellen, von denen man nicht angeben kann, was dem Mesenchym des Körpers, der Muskulatur oder den Nerven angehört. Dagegen liegen die Verhältnisse bei niederen Wirbeltieren viel günstiger.

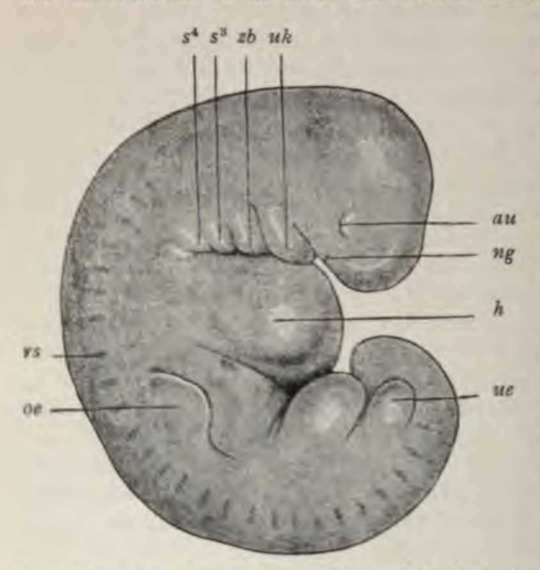


Fig. 696. **Sehr junger menschlicher Embryo aus der 4. Woche von 4 mm Nackensteißlänge, der Gebärmutter einer Selbstmörderin 8 Stunden nach ihrem Tode entnommen.** Nach RABL. *au* Auge; *ng* Nasengrube; *uk* Unterkiefer; *zb* Zungenbeinbogen; s^3, s^4 3., 4. Schlundbogen; *h* durch die Entwicklung des Herzens verursachte Auftreibung der Rumpfwand; *rs* Grenze zweier Rückensegmente; *oe*, *ue* obere, untere Extremität.

Bei den Selachiern enthalten die Flossen, welche den Gliedmaßen der höheren Wirbeltiere entsprechen, wenn sie sich als kleine Platten anlegen, schon deutlich erkennbares, embryonales Gallertgewebe, das nach außen von der Epidermis überzogen wird. Wie nun durch die wichtige Entdeckung von DOHRN festgestellt ist, wachsen von einer größeren Anzahl von Rückensegmenten je zwei Knospen in das Gallertgewebe der Flossen hinein, lösen sich dann von ihrem Mutterboden ab und teilen sich in eine dorsale und eine ventrale Hälfte, die Anlage der Streck- und der Beugemuskulatur. Jede Flosse enthält mithin eine Reihe hintereinander gelegener, segmental entstandener Muskelanlagen, eine Tatsache, welche noch bei manchen anderen Fragen, welche den Ursprung der Gliedmaßen betreffen, ins Gewicht fällt. (S. auch S. 464.)

Beim Menschen nimmt die Anlage der Gliedmaßen in der 5. Woche schon eine bestimmtere Gestalt an. Der Höcker hat sich vergrößert und in zwei Stücke gegliedert, von denen das distale zur Hand oder zum Fuß wird. Auch beginnt an der vorderen Extremität bereits die Hand an ihrem vorderen Rand Einkerbungen zu erhalten, durch welch

die ersten Rudimente der Finger markieren. In der 6. Woche sind die drei Hauptabschnitte der Gliedmaßen zu erkennen, indem sich noch das proximale Stück durch eine Querfurche in Ober- und Unterarm, Ober- und Unterschenkel, gesondert hat. Auch sind jetzt am Fuß die Zehen durch Einschnürungen, aber weniger deutlich wie an der Hand angedeutet (Fig. 367).

In der 7. Woche bemerkt man an den Spitzen der Finger krallenartige, aus Epidermiszellen bestehende Ansätze, die Urnägel. „An der Hand fällt auf diesem Stadium", wie HENSEN bemerkt, „die Ähnlichkeit mit der von der Sohle aus betrachteten Vorderextremität eines Carnivoren auf: die Polster sind bei zehenartiger Kürze und Dicke der Finger stark entwickelt".

Bei ihrer Vergrößerung legen sich die Gliedmaßen der Bauchfläche des Embryos an und sind dabei schräg von vorn nach hinten gerichtet, und zwar die vorderen Gliedmaßen mehr als die hinteren. Bei beiden liegt ursprünglich die spätere Streckseite dorsal, die Beugeseite ventral. Sowohl der radiale wie der tibiale Rand mit dem Daumen und der großen Zehe sind kopfwärts und der 5. Finger und die 5. Zehe sind schwanzwärts gewandt.

Hieraus, sowie aus der Annahme, daß die Gliedmaßen mehreren Rumpfsegmenten angehören, erklären sich einige Verhältnisse in der Verteilung der Nerven der oberen Extremität. Es wird nämlich am Arm „die radiale Seite von Nerven versorgt (Axillaris, Musculocutaneus), deren Fasern auf den 5. bis 7. Cervikalnerven zurückzuführen sind. An der ulnaren Seite finden wir dagegen Nerven (Nervus cutaneus medialis, medius und ulnaris), deren Entstehung aus dem unteren, sekundären Stamme des Plexus ihre Abstammung aus dem 8. Hals- und 1. Dorsalnerven unschwer erkennen läßt" (SCHWALBE).

Im weiteren Fortgang der Entwicklung verändern die beiden Gliedmaßen ihre Ausgangsstellung, und zwar die vordere in höherem Grade als die hintere, indem sie sich um die Längsachse in entgegengesetzter Richtung drehen; auf diese Weise kommt am Oberarm die Streckseite nach hinten, am Oberschenkel nach vorn zu liegen; Radius und Daumen sind jetzt lateralwärts, Tibia und große Zehe medianwärts gelagert. Diese Lageveränderungen durch Drehung sind bei Bestimmung der Homologien von vorderer und hinterer Extremität naturgemäß in Rechnung zu bringen, so daß Radius und Tibia, Ulna und Fibula einander entsprechen.

In der ursprünglich gleichmäßigen Zellenmasse setzen sich allmählich Skelett- und Muskelanlagen schärfer voneinander ab, indem die Zellen einen bestimmteren, histologischen Charakter gewinnen. Hierbei ist folgende Erscheinung zu beobachten:

Die Teile des Extremitätenskeletts werden nicht alle gleichzeitig angelegt, sondern halten eine bestimmte Reihenfolge ein, etwa in der Weise, wie bei der Entwicklung des Achsenskeletts der Gliederungsprozeß vorn beginnt und nach rückwärts fortschreitet. So bilden sich an den Gliedmaßen die proximal, d. h. dem Rumpf näher gelegenen Skelettstücke früher aus, als die distal oder entfernter gelegenen.

Am auffälligsten tritt dies an den Fingern und Zehen hervor, Während die 1. Phalanx sich schon vom umgebenden Gewebe bei Embryonen der 5. und 6. Woche abgesetzt hat, ist die 2. und 3. noch nicht zu erkennen; das Ende der Finger- und Zehenanlagen wird noch von

einer kleinzelligen, in Wucherung begriffenen Masse dargestellt. In dieser sondert sich hierauf die 2., zuletzt die 3. Phalanx.

Ferner eilen die vorderen Gliedmaßen den hinteren in ihrer Ausbildung etwas voraus.

Bei der Entstehung des Extremitätenskeletts sind ebenfalls wie bei der Wirbelsäule und dem Schädel drei verschiedene Stadien zu unterscheiden, ein Stadium der häutigen, der knorpeligen und der knöchernen Anlage.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen wende ich mich zur genaueren Darstellung, 1. des Schulter- und Beckengürtels, 2. des Skeletts der über die Rumpfoberfläche hervorstehenden, freien Gliedmaßen, 3. der Gelenkbildung.

1. Schulter- und Beckengürtel.

Die Extremitätengürtel bestehen bei ihrer Anlage aus je einem Paar von gebogenen Knorpelstücken, die unter der Haut in die Rumpfmuskeln eingebettet sind und etwa in ihrer Mitte eine Gelenkfläche zur Aufnahme des Skeletts der freien Extremität tragen. Hierdurch zerfällt jeder Knorpel in eine dorsale, der Wirbelsäule genäherte, und in eine ventrale Hälfte. Die dorsale ist bei den Säugetieren und dem Menschen zu einem breiten, schaufelförmigen Stück umgestaltet, die ventrale Hälfte dagegen, welche entweder nahe oder bis zur Medianebene heranreicht, ist in zwei auseinanderweichende Fortsätze, einen vorderen und einen hinteren, gesondert. Die so unterscheidbaren Knorpelstücke verknöchern von besonderen Knochenkernen aus und gewinnen hierdurch noch einen höheren Grad von Selbständigkeit.

Das Schulterblatt des Menschen ist anfangs ein Knorpel von ähnlicher Gestalt wie beim Erwachsenen, nur daß die Basis scapulae weniger entwickelt ist. Im 3. Monat beginnt die Verknöcherung vom Collum scapulae aus. Doch bleiben lange Zeit die Ränder, die Schultergräte und das Acromion knorpelig, was sie zum Teil auch noch beim Neugeborenen sind. In ihnen entstehen hier und da noch akzessorische Kerne im Kindesalter.

Vom Gelenkteil des Schulterblattes geht ventralwärts ein knorpeliger Fortsatz aus, der beim Menschen kurz, bei anderen Wirbeltieren aber von beträchtlicher Größe ist und dann bis zum Brustbein heranreicht. Er entspricht der hinteren der oben erwähnten Spangen, in welche sich der ventrale Teil des Knorpelbogens gesondert hat, und ist als Pars coracoidea in der vergleichenden Anatomie bekannt. Beim Menschen ist er nur kümmerlich entwickelt. Seine größere Selbständigkeit gibt sich aber noch darin zu erkennen, daß er im 1. Lebensjahre seinen eigenen Knochenkern erhält. Aus diesem entsteht allmählich ein Knochenstückchen (Os coracoideum), welches bis zum 17. Jahre durch einen Knorpelstreifen mit dem Schulterblatt verbunden ist und sich daher ablösen läßt. Später vereinigt es sich mit ihm durch Knochenmasse und stellt den Rabenschnabelfortsatz dar. Noch später erfolgt die Verschmelzung der oben erwähnten Nebenkerne, welchen eine größere morphologische Bedeutung nicht beizulegen ist.

Über die Stellung, welche das Schlüsselbein am Schultergürtel einnimmt, gehen die Ansichten nach zwei Richtungen auseinander.

Nach Götte und Hoffmann usw. gehört es zu den primordialen, knorpelig vorgebildeten Skeletteilen und entspricht der vorderen ventralen Spange, welche die Urform des Schultergürtels besessen hat.

Nach GEGENABUR ist es ein Belegknochen, der mit dem knorpeligen Skelett in ähnlicher Weise, wie am Schädel die Belegknochen mit dem Primordialcranium, in Verbindung getreten ist.

Zu dieser verschiedenen Auffassung hat die eigentümliche Entwicklungsweise des Schlüsselbeins die Veranlassung gegeben. Es ist der erste Knochen, der beim Menschen, und zwar schon in der 7. Woche, gebildet wird. Wie nun GEGENBAUR gefunden hat, entwickelt sich zuerst das Knochenstück aus einem völlig indifferenten Gewebe. Dann setzen sich an beiden Enden Knorpelmassen an, die weicher und mit weniger Zwischensubstanz versehen sind als die gewöhnlichen embryonalen Knorpel. Sie dienen, wie bei den anderen knorpelig vorgebildeten Knochen, dem Längenwachstum des Schlüsselbeins nach beiden Enden hin. Auch entwickelt sich im sternalen Ende, wie KÖLLIKER erwähnt, eine Art Epiphysenkern zwischen dem 15.—20. Lebensjahre und verschmilzt bis zum 25. Jahre mit dem Hauptstück.

Der Beckengürtel läßt auch beim Menschen und bei den Säugetieren die ursprünglichen Verhältnisse noch am getreuesten erkennen. Er besteht in seiner ersten Anlage aus einem linken und einem rechte Hüftbeinknorpel, die ventralwärts in der Symphyse durch Bindegewebe vereinigt werden und in ihrer Mitte die Gelenkpfanne tragen. Jeder Hüftbeinknorpel läßt einen dorsal von der Pfanne gelegenen, verbreiterten Teil, welcher sich mit dem Sakralabschnitt der Wirbelsäule verbindet, den Darmbeinknorpel, unterscheiden, sowie zwei ventrale, in der Symphyse zusammenstoßende Knorpelspangen, Scham- und Sitzbein, welche das Hüftbeinloch (Foramen obturatorium) umschließen.

Vom Schambeinknorpel berichtet ROSENBERG, daß er zuerst selbständig angelegt werde, aber sehr bald mit den anderen Knorpeln in der Pfanne verschmelze.

Die Verknöcherung beginnt am Ende des 3. Monats von drei Stellen aus, und so bildet sich ein knöchernes Darm-, Scham- und Sitzbein auf Kosten des Knorpels, der aber noch zur Zeit der Geburt in ansehnlichen Resten vorhanden ist. Denn noch ist knorpelig der ganze Darmbeinkamm, der Rand und Grund der Pfanne, die ganze Strecke vom Sitzbeinhöcker zum Schambeinhöcker.

Nach der Geburt schreitet das Wachstum der drei Knochenstücke nach der Pfanne vor, wo sie untereinander zusammentreffen, aber noch bis zur Pubertät durch Knorpelstreifen, welche eine dreistrahlige Figur zusammen bilden, getrennt bleiben. Im 8. Lebensjahre etwa verschmelzen Scham- und Sitzbein mit ihrem ab- und aufsteigenden Ast untereinander, so daß jetzt jedes Hüftbein aus zwei durch Knorpelgewebe in der Pfanne vereinigten Stücken, dem Darmbein und einem Schamsitzbein, besteht. Diese vereinigen sich zu einem Stück erst zurzeit der Pubertät.

Wie am Schulter- kommen auch am Beckengürtel Nebenkerne vor, von denen einer, der zuweilen im Knorpel der Pfanne auftritt, der wichtigste ist und als Os acetabuli beschrieben wird. Andere entstehen im knorpeligen Darmbeinkamm und in den Spinae und Tubercula und im Tuber ischii. Sie gesellen sich zum Hauptknochen erst am Ende der Wachstumsperiode hinzu.

2. Skelett der freien Extremität.

Alle Skeletteile von Hand, Ober- und Unterarm, ebenso von Fuß, Ober- und Unterschenkel sind ursprünglich solide, hyaline Knorpelstücke, welche im großen und ganzen ziemlich frühzeitig die äußeren

Formen der später an ihre Stelle tretenden Knochen gewinnen. Gegen ihre Umgebung sind sie durch eine besondere faserige Bindegewebsschicht, die Knorpeloberhaut oder das Perichondrium, abgegrenzt.

Vom Anfang des 3. Monats beginnt an den größeren Skelettstücken der Verknöcherungsprozeß, bei welchem in ähnlicher Weise wie an der Wirbelsäule das Knorpelgewebe zerstört und durch Knochengewebe ersetzt wird. Hierbei treten mehrere, allgemein gesetzmäßige Erscheinungen hervor, auf welche ich noch näher eingehen will, ohne indessen dabei die komplizierten histologischen Vorgänge zu berücksichtigen, über welche Lehrbücher der Gewebelehre Auskunft geben.

Der Verknöcherungsprozeß gestaltet sich äußerlich etwas verschieden, je nachdem die Knorpel klein und in den verschiedenen Dimensionen mehr gleichmäßig entwickelt sind, wie an der Hand- und der Fußwurzel, oder sich mehr in die Länge gestreckt haben.

Im ersten Fall ist der Herhang ein einfacherer. Von der Knorpeloberhaut her wachsen bindegewebige, zellenreiche Fortsätze mit Gefäßen in den Knorpel hinein, lösen die Grundsubstanz auf und vereinigen sich in dem Zentrum untereinander. Es entsteht ein Netzwerk von Markräumen, in deren Umgebung es zu einer Ablagerung von Kalksalzen (einer provisorischen Verkalkung) kommt. Die Markräume dehnen sich mehr und mehr durch Zerstörung von Knorpelsubstanz aus. Dann werden von den oberflächlich gelegenen Markzellen Knochenlamellen, die sich nach und nach verdicken, abgeschieden. Der so entstandene Knochenkern vergrößert sich langsam, bis schließlich der Knorpel fast ganz verdrängt und von ihm nur noch eine dünne Schicht als Überzug an der Oberfläche übrig geblieben ist.

Die Verknöcherung der Hand- und Fußwurzelknochen ist somit eine rein enchondrale und geht gewöhnlich von einem, zuweilen auch von zwei Knochenkernen aus. Sie beginnt erst sehr spät, in den ersten Jahren nach der Geburt. Eine Ausnahme machen nur am Fuß der Calcaneus und Talus, welche im 6. und 7. Monat einen Knochenkern erhalten, und das Cuboid, das kurz vor der Geburt zu ossifizieren beginnt. Bei den übrigen findet die Verknöcherung nach der Geburt, wie KÖLLIKER angibt, in folgender Reihenfolge statt.

I. An der Hand: 1. Capitatum und Hamatum (1. Jahr). 2. Triquetrum (3. Jahr). 3. Multangulum majus und Lunatum (5. Jahr). 4. Naviculare und Multangulum minus (6.—8. Jahr). 5. Pisiforme (12. Jahr).

II. Am Fuß: 1. Naviculare (1. Jahr). 2. Cuneiforme I und II (3. Jahr). 3. Cuneiforme III (4. Jahr).

Über die knorpelige Anlage eines besonderen Centrale carpi, welches sich als getrenntes Handwurzelelement später gewöhnlich nicht erhält (ROSENBERG), sowie über ein besonderes Intermedium tarsi oder Trigonum (v. BARDELEBEN) vergleiche man die Lehrbücher der vergleichenden Anatomie.

In einer komplizierten Weise vollzieht sich der Verknöcherungsprozeß an den langen Knorpeln, an denen er auch viel früher, meist schon vom 3. embryonalen Monat an beginnt. Der Hergang ist ein ziemlich typischer.

Zuerst findet eine perichondrale Verknöcherung in der Mitte der einzelnen Knorpel, des Humerus und des Femur, der Tibia und der Fibula, des Radius und der Ulna statt. Von der Knorpeloberhaut wird

anstatt knorpeliger Grundsubstanz Knochengewebe auf den bereits vorhandenen Knorpel aufgelagert, so daß er in seiner Mitte von einem immer dicker werdenden Knochenzylinder eingescheidet wird.

Das Weiterwachstum des so aus zwei Geweben zusammengesetzten Skelettstücks geht in einer doppelten Weise vor sich, erstens durch Wucherung des Knorpels und zweitens durch Vermehrung der Knochensubstanz.

Das Knorpelgewebe vermehrt sich an den beiden Enden des Skelettstücks und trägt zu seiner Verlängerung und Verdickung bei. In der Mitte dagegen, wo es von einem Knochenzylinder eingehüllt ist, bleibt es im Wachstum stehen. Hier findet fortwährend eine Auflagerung neuer Knochenlamellen auf die bereits gebildeten von der ursprünglichen Knorpeloberhaut oder, wie man jetzt richtiger sagt, von der Knochenoberhaut aus statt. Hierbei dehnen sich die später abgelagerten Lamellen immer weiter nach den beiden Enden des Skelettstücks aus; es werden immer neue Knorpelbezirke vom Knochen eingescheidet und in ihrem Wachstum gehemmt.

Die periostale Knochenscheide aber nimmt infolgedessen die Form zweier mit ihren Spitzen verbundener Trichter an.

Der den Trichter ausfüllende Knorpel erfährt frühzeitig eine allmähliche Um- und Rückbildung. Von der knöchernen Scheide aus wachsen Bindegewebszüge mit Blutgefäßen in ihn hinein, lösen die Grundsubstanz auf und erzeugen größere und kleinere Markräume. Indem dann an der Oberfläche derselben auch Knochengewebe auf die stehen gebliebenen Knorpelreste ausgeschieden wird, entwickelt sich eine spongiöse, knöcherne Substanz, welche die trichterförmigen Höhlen des periostal entstandenen, kompakten Knochenmantels ausfüllt. Der spongiöse Knochen ist übrigens nur eine vergängliche Bildung. Nach und nach wird er von der Mitte des Skelettstücks wieder aufgelöst, wobei an seine Stelle weiches, mit Blutgefäßen reichlich versehenes Mark tritt. Auf diese Weise entsteht in der ursprünglich ganz kompakten Knorpelanlage die große Markhöhle der Röhrenknochen.

Während dieser Vorgänge bleiben die beiden Enden immer noch knorpelig und dienen noch lange Zeit durch ihre Wucherung zum Längenwachstum des Skelettstücks. Sie werden als die beiden Epiphysen bezeichnet, im Gegensatz zu dem zuerst verknöchernden Mittelstück, welches den Namen der Diaphyse erhalten hat. Diese vergrößert sich auf Kosten des Epiphysenknorpels, indem sich der enchondrale Verknöcherungsprozeß mit einer sich deutlich markierenden Verknöcherungslinie nach beiden Seiten fortsetzt.

Eine neue Komplikation tritt in der Entwicklung der Röhrenknochen entweder kurze Zeit vor der Geburt oder in den ersten Lebensjahren ein. Es bilden sich dann nämlich in der Mitte jeder Epiphyse besondere Verknöcherungszentren, die sogenannten Epiphysenkerne aus, indem in der schon früher beschriebenen Weise blutgefäßführende Kanäle durch Auflösung der Knorpelsubstanz entstehen und sich zu größeren Markräumen verbinden, an deren Oberfläche dann Knochengewebe ausgeschieden wird.

Durch langsam fortschreitende, auf Jahre sich erstreckende Vergrößerung der Knochenkerne wird der Epiphysenknorpel nach und nach in eine spongiöse Knochenscheibe umgewandelt und schließlich bis auf geringe Reste zerstört. Einmal erhält sich eine nur wenige Millimeter dicke Schicht als Überzug an der freien Oberfläche und stellt

den „Gelenkknorpel" dar. Zweitens bleibt eine dünne Knorpelschicht lange Zeit zwischen dem zuerst entstandenen, knöchernen Mittelstück und den knöchernen, scheibenförmigen Epiphysen bestehen und dient dem Längenwachstum des Skelettstücks. Der Knorpel nämlich vermehrt sich durch Wucherung seiner Zellen in energischer Weise und wird in demselben Maße immer wieder neu ersetzt, wie er an seinen beiden Endflächen durch enchondrale Verknöcherung aufgelöst wird; denn auf seine Kosten wächst sowohl die knöcherne als auch, und zwar in viel bedeutenderem Maße, die sich rascher vergrößernde Diaphyse.

So kommt es, daß man Röhrenknochen, deren Wachstum noch nicht abgeschlossen ist, in drei Knochenstücke zerlegen kann, wenn man die organischen Teile durch Fäulnis entfernt. Eine Verschmelzung zu einem einzigen Knochenstück erfolgt erst, wenn zur Zeit der Geschlechtsreife das Längenwachstum des Körpers beendet ist. Dann werden die dünnen Knorpellamellen zwischen der Diaphyse und ihren beiden Epiphysen zerstört und noch in Knochensubstanz umgewandelt. Von dieser Zeit an ist eine weitere Vergrößerung des Knochens in der Länge nicht mehr möglich.

Außer den drei eben beschriebenen, typischen und hauptsächlichen Zentren, von denen die Verknöcherung der knorpeligen Anlage eines Röhrenknochens ausgeht, legen sich in vielen Fällen noch kleinere Verknöcherungszentren von einer mehr untergeordneten Bedeutung an, welche man als akzessorische Knochenkerne oder als Nebenknochenkerne bezeichnet. Sie entstehen immer erst in späteren Jahren, wenn die Epiphysen weit entwickelt und zuweilen schon mit der Diaphyse in Verschmelzung begriffen sind. Sie treten dann an solchen Stellen auf, an denen die knorpelige Anlage Höcker und Vorsprünge besitzt, wie in den Tubercula des Oberarms, in den Trochanteren des Femur, den Epicondyli usw. Sie dienen zur Umwandlung derselben in Knochenmasse und verschmelzen gewöhnlich am spätesten mit dem Hauptknochen.

Nach dieser allgemeinen Darstellung lasse ich noch einige besondere Angaben über das Auftreten und die Zahl der wichtigeren Knochenkerne in den Anlagen der einzelnen Röhrenknochen folgen, worüber die ausführlichen Untersuchungen von SCHWEGEL vorliegen.

1. Das Oberarmbein verknöchert in der Diaphyse in der 8. Woche. Epiphysenkerne bilden sich erst nach der Geburt am Ende des 1. oder am Anfang des 2. Lebensjahres. Im 2. Jahre treten Nebenkerne im Tuberculum majus und minus, vom 5. Jahr an in die Epicondylen auf.

2. Radius und Ulna verknöchern in der Diaphyse ebenfalls von der 8. Woche an. Epiphysenkerne erscheinen erst vom 2. bis 5. Lebensjahre an. Nebenkerne werden ziemlich spät in den Griffelfortsätzen beobachtet.

3. Die Metacarpalia verknöchern von der 9. Woche an, doch so, daß nur eine knorpelige Epiphyse und zwar (mit Ausnahme des Metacarpale des Daumens) am distalen Ende entsteht. Diese erhält im 3. Lebensjahre einen eigenen Knochenkern.

4. Die Verknöcherung in den Phalangen beginnt zu derselben Zeit wie in den Metacarpalia.

5. Das Oberschenkelbein verknöchert von der 7. Woche an. Geringe Zeit vor der Geburt legt sich in der distalen Epiphyse ein Knochenkern an, welcher mit zu den Zeichen, daß ein Kind ausgetragen ist, gehört und daher für forensische Zwecke eine gewisse Bedeutung besitzt. Nach der Geburt tritt bald ein

Epiphysenkern im Kopf des Femur auf. Nebenkerne bilden sich im 5. Lebensjahre im Trochanter major, im 13. bis 14. im Trochanter minor

6. Tibia und Fibula erhalten ihre Epiphysenkerne nach der Geburt zuerst am proximalen, dann am distalen Ende im 1. und 3. Lebensjahre, und zwar so, daß die Verknöcherungen in der Fibula etwa um 1 Jahr später als in der Tibia erfolgen. GEGENBAUR sieht hierin eine Unterordnung der funktionellen Bedeutung der Fibula im Vergleiche zur Tibia ausgedrückt.

7. Die Kniescheibe verknöchert vom 3. Jahre an.

8. Für die Metatarsalia und die Zehenphalangen gilt im allgemeinen das für die entsprechenden Teile der Hand Gesagte.

3. Entwicklung der Gelenke.

Da sich die einzelnen Knorpelstücke des Körpers in den Bindegewebsschichten durch histologische Metamorphose anlegen, so werden sie ursprünglich untereinander durch Reste des Muttergewebes verbunden. Dieses nimmt gewöhnlich eine mehr derbfaserige Beschaffenheit an und gestaltet sich so zu einem besonderen Bande.

Eine derartige Vereinigung der einzelnen Skeletteile ist bei niederen Wirbeltieren, wie bei den Haien, die vorherrschende. Bei den höheren Wirbeltieren und dem Menschen erhält sie sich nur an manchen Orten, wie an der Wirbelsäule, in welcher die einzelnen Wirbelkörper durch bindegewebige Zwischenscheiben zusammenhängen. An solchen Stellen dagegen, an welchen die aufeinander stoßenden Skeletteile einen höheren Grad von Beweglichkeit zueinander gewinnen, tritt an Stelle der einfacheren, bindegewebigen Vereinigung die kompliziertere Gelenkverbindung.

Bei der Entwicklung der Gelenke sind folgende allgemeine Erscheinungen zu beobachten:

Junge Knorpelanlagen, wie z. B. vom Ober- und Unterschenkel, sind auf frühen Stadien an den Stellen, wo sich später die Gelenkhöhle ausbildet, durch ein sehr zellenreiches Zwischengewebe getrennt (Zwischenscheibe von HENKE und REIHER). Das Zwischengewebe verliert später an Ausdehnung, indem auf seine Kosten die Knorpel an ihren Enden wachsen. In vielen Fällen schwindet es vollständig, so daß dann die Endflächen der betreffenden Skeletteile sich unmittelbar eine Strecke weit berühren.

Jetzt hat sich auch schon die spezifische Krümmung der Gelenkflächen mehr oder minder gut ausgebildet. Es ist dies zu einer Zeit geschehen, wo eine Gelenkhöhle noch nicht vorhanden ist, und wo auch Bewegungen der Skeletteile nicht ausgeführt werden können, da die Muskeln nicht funktionsfähig sind.

Hieraus folgt, daß während des embryonalen Lebens die Gelenkflächen ihre spezifische Form nicht unter dem Einfluß der Muskeltätigkeit gewinnen können, und daß sie sich nicht gleichsam durch Abschleifung und Anpassung aneinander infolge bestimmter, wiederkehrender Verschiebungen auf einfach mechanischem Wege bilden, wie von manchen Seiten angenommen worden ist. *Die frühzeitig eintretende typische Gestaltung der Gelenke erscheint daher als eine ererbte* (BERNAYS). Nur für Veränderungen auf späteren Stadien kann die Muskeltätigkeit in Frage kommen, und wird sie auf die weitere Ausbildung und Formung der Gelenkflächen nicht ohne Einfluß sein.

Wenn nach Schwund des Zwischengewebes die Endflächen der sich entwickelnden Knorpel in unmittelbare Berührung kommen, tritt zwischen ihnen ein schmaler Spalt auf als erste Anlage der Gelenkhöhle. Er wird unmittelbar vom hyalinen Gelenkknorpel begrenzt, der in seinem Bereich keine besondere Knorpeloberhaut besitzt. Gegen das umgebende Bindegewebe findet hierauf allmählich eine schärfere Abgrenzung der Gelenkhöhle statt, indem sich von einem Knorpel zum anderen eine festere Bindegewebsschicht entwickelt und zum Kapselband wird und andere Faserzüge sich zu einzelnen straffen Gelenkbändern formen.

Etwas abweichend gestaltet sich der Entwicklungsprozeß, wenn die Gelenkflächen nicht aufeinander passen. In diesen Fällen können sich die Enden der Knorpel nicht in der oben beschriebenen Weise unmittelbar berühren; sie bleiben jetzt durch mehr oder minder bedeutende Reste des zellenreichen Zwischengewebes getrennt, welches alsdann immer mehr eine derbfaserige Beschaffenheit annimmt.

Wenn das Zwischengewebe in ganzer Ausdehnung erhalten bleibt, entsteht eine faserknorpelige Zwischengelenkscheibe (Zwischenknorpel), welche sich als ein elastisches Polster zwischen die Skelettstücke hineinschiebt. Hier bildet sich je eine Gelenkspalte zwischen der Bandscheibe und den beiden Endflächen der Gelenkknorpel aus, oder mit anderen Worten, es entwickelt sich eine Gelenkhöhle, welche durch eine Zwischenscheibe in zwei Räume getrennt ist.

Endlich kommt noch eine besondere Modifikation der Gelenke zustande, wenn sich die Knorpel teilweise berühren, teilweise durch Zwischengewebe getrennt bleiben. In diesem Falle erscheint an der Berührungsstelle eine einfache Gelenkspalte; seitwärts aber vergrößert sich dieselbe dadurch, daß sich die nicht kongruenten Teile der Knorpelflächen von dem sie trennenden Zwischengewebe abspalten. So entsteht zwar eine einheitliche Gelenkhöhle, doch schieben sich in sie von der Gelenkkapsel her die Umbildungsprodukte des Zwischengewebes hinein und stellen die sogenannten halbmondförmigen Faserknorpel oder Menisci, wie am Kniegelenk, dar.

Wie schon früher bei der Entwicklung der Extremitätenknochen beschrieben wurde, erhält sich ein außerordentlich geringer Rest der Knorpelanlage auch nach Abschluß des Verknöcherungsprozesses und bildet einen nur wenige Millimeter dicken Knorpelüberzug an den Gelenkflächen. Einen solchen besitzen die Gelenkenden aller Knochen, welche sich aus einer knorpeligen Anlage entwickeln.

Anders liegen die Verhältnisse, wenn Knochen, die im Bindegewebe direkt entstanden sind, wie die Belegknochen, in eine wirkliche Gelenkverbindung miteinander treten. Einen derartigen Fall bietet uns bei den Säugetieren das Kiefergelenk dar. An ihm wird der Gelenkfortsatz des Unterkiefers, sowie die Gelenkgrube an der Schuppe des Schläfenbeins von einer dünnen, nicht verknöcherten Gewebsschicht überzogen. Sie sieht bei flüchtigem Anblick wie Knorpel aus und wird auch gewöhnlich als solcher beschrieben. Bei mikroskopischer Untersuchung aber zeigt sich, daß sie sich nur aus Lagen von Bindegewebsfasern zusammensetzt.

Wie es knorpelig und bindegewebig präformierte Knochen gibt, so hat man auch zu unterscheiden zwischen Gelenken mit einem Überzug von hyalinem Knorpel und Gelenken mit einem Überzug von faseriger Bindesubstanz.

Literatur.

Über die in den letzten Jahren erschienenen Untersuchungen sind die Jahresberichte und einzelne zusammenfassende Darstellungen einzusehen, die in der Literaturübersicht zu den verschiedenen Kapiteln namhaft gemacht werden.

Vollständige Literaturübersichten finden sich auch am Schluß der einzelnen Kapitel von HERTWIGS Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Bd. I—III, Jena 1906.

Literatur zu Kapitel I.

v. **Baer, C. E.,** De ovi mammalium et hominis genesi epistola. Lipsiae 1827. — **van Beneden, Ed.,** Recherches sur la composition et la signification de l'œuf. Mém. Acad. roy. Scienc. de Belg., Tome XXXIV, 1870. — **Bischoff,** Entwicklungsgeschichte des Kanincheneies, 1842. — **Born,** Die Reifung des Amphibieneies u. die Befruchtung unreifer Eier bei Triton taen. Anat. Anz., Bd. VII, 1892. — Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taen. Arch. mikr. Anat., Bd. XLIII, 1894. — **Flemming,** Zellsubstanz, Kern- u. Zellteilung. Leipzig 1882. — **Frommann, K.,** Das Ei. Realenzyklopädie gesamt. Heilkunde, 2. Aufl. — **Gegenbaur, C.,** Über den Bau u. die Entwicklung der Wirbeltiere mit partieller Dotterteilung. Arch. Anat. u. Phys. 1861. — **Guldberg,** Beitrag zur Kenntnis der Eierstockseier bei Echidna. Sitz.-Ber. Jena. Ges. 1885. — **Häcker,** Das Keimbläschen, seine Elemente u. Lageveränderungen. Arch. mikr. Anat., Bd. XLI, 1893. — **Henneguy,** Essai de classification des œufs des animaux au point de vue embryogénique. Paris 1892. — Le corps vitellin de Balbiani dans l'œuf des vertébrés. Journ. de l'Anat. et Phys., Année 29, 1893. — **Hensen,** Die Physiologie der Zeugung. Hermanns Handb. d. Physiol., Bd. VI, 1881. — **Hertwig, Oscar,** Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung u. Teilung des tierischen Eies. Morphol. Jahrb., Bd. I, III, IV, 1875—78. — **His, W.,** Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. I. Die Entwicklung des Hühnchens im Ei. Leipzig 1868 — **Holl,** Über die Reifung der Eizelle des Huhnes. Sitz.-Ber. Wien. Wiss. Akad., Math.-Nat. Kl., Bd. XCIX, Abt. III, 1890. — **Kleinenberg,** Hydra. Leipzig 1872. — **Leuckart, R.,** Artikel Zeugung in Wagners Handwörterb. d. Physiol., Bd. IV, 1853. — **Leydig, Fr.,** Beiträge zur Kenntnis des tierischen Eies im unbefruchteten Zustand. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. III, 1888. — **Ludwig, Hubert,** Über die Eibildung im Tierreiche. Würzburg 1874. — **Nagel, W.,** Das menschliche Ei. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXI, 1888. — **Purkinje,** Symbolae ad ovi avium historiam ante incubationem. Lipsiae 1825. — **Retzius,** Zur Kenntnis vom Bau des Eierstockseies u. des Graafschen Follikels. Hygiea, Festbd. II, 1889. — **Rückert,** Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz., Bd. VII, 1892. — **Schwann,** Mikroskopische Untersuchungen üb. d. Übereinstimmung i. d. Struktur u. d. Wachstum d. Tiere u. Pflanzen, 1839. — **Thomson, Allen,** Artikel Ovum in Todds Cyclopaedia of Anat. and Phys., Vol. X, 1859. — **Wagner, R.,** Prodromus hist. generationis. Lipsiae 1836. — **Waldeyer, W.,** Eierstock u. Ei. Leipzig 1870. — Eierstock u. Nebeneierstock. Strickers Handb. d. Lehre v. d. Geweben, 1871.

Benecke, B., Über Reifung u. Befruchtung d. Eies bei d. Fledermäusen. Zool. Anz. 1879. — **van Beneden, Ed. u. Julin, Ch.,** La spermatogénèse chez l'ascaride mégalocéphale. Bull. Acad. Scienc. de Belg. 1884. — **Eimer,** Über die Fortpflanzung der Fledermäuse. Zool. Anz. 1879. — **Engelmann,** Über die Flimmerbewegung. Jenaische Zeitschr. Naturw., Bd. IV. — **Flemming, W.,** Beiträge zur Kenntnis der Zelle u. ihrer Lebenserscheinungen. II. Teil. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XVIII, 1880. — Weitere Beobachtungen über die Entwicklung der Spermatosomen bei Salamandra mac. Arch.

mikr. Anat., Bd. XXXI, 1888. — **Henking,** *Über Spermatogenese u. deren Beziehung zur Eientwicklung bei Pyrrhocoris. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LI, 1891.* — **Hermann,** *Beiträge zur Histologie des Hodens. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXIV, 1889.* — **Kölliker,** *Beiträge zur Kenntnis der Geschlechtsverhältnisse u. der Samenflüssigkeit wirbelloser Tiere usw. Berlin 1841.* — *Physiologische Studien über die Samenflüssigkeit. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. VII, 1856 u. Bd. VIII.* — **Moore, John,** *Mammalian spermatogenesis. Anat. Anz., p. 683, 1893.* — **Nußbaum, M.,** *Über die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung. Arch. mikr. Anat., Bd. XXIII, 1884.* — **vom Rath,** *Zur Kenntnis der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris. Arch. mikr. Anat., Bd. XL. 1892.* — *Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von Salamandra mac. Die Reduktionsfrage. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LVII.* — **Reichert,** *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Samenkörperchen bei Nematoden. Müllers Arch. 1847.* — **Retzius,** *Biologische Untersuchungen 1881.* — **Schweigger-Seidel,** *Über die Samenkörperchen u. ihre Entwicklung. Arch. mikr. Anat., Bd. I, 1865.* — **von la Valette St. George,** *Artikel Hoden. Strickers Handb. d. Lehre von den Geweben.* — *Spermatologische Beiträge. Arch. mikr. Anat., Bd. XXV, XXVII, XXVIII.* — **Waldeyer,** *Bau u. Entwicklung der Samenfäden. Anat. Anz. 1887, p. 345.*

Die Literatur der letzten Jahre über Bau der Samenfäden und über Spermatogenese ist zusammengestellt in:

Hermann, *Urogenitalsystem. Struktur und Histogenese der Spermatozoen. Literatur 1893—1897. Merkel u. Bonnet, Ergebnisse, Bd. VI, 1897.* — **v. Lenhossék,** *Untersuchungen über Spermatogenese. Arch. mikr. Anat., Bd. LI, 1898.* — **Waldeyer,** *Die Geschlechtszellen, in Hertwig: Handb. d. vergl. u. experim. Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Kap. I, 1902.*

Literatur zu Kapitel II.

Agassiz *and* **Whitman,** *The development of osseous fishes. The history of the egg from fertilization to cleavage. Mem. Mus. of Comp. Zool. at Harvard College, Vol. XIV, 1.* — **Auerbach,** *Organologische Studien, Heft 1 u. 2. Breslau 1874.* — *Über einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanz usw. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin, Nr. 35, 1891.* — **Balfour,** *On the phenomena accompanying the maturation and impregnation of the ovum. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XVIII, New Ser., 1878.* — **Bambeke,** *Recherches sur l'embryologie des Batraciens. Bull. Acad. de Belg., 2 Sér., Tome LXI, 1876.* — **van Beneden, Ed.** *et* **Julin, Ch.,** *Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'œuf chez les Cheiroptères. Arch. Biol., Tome I.* — **van Beneden, Ed.,** *La maturation de l'œuf, la fécondation etc. des Mammifères. Bull. Acad. de Belg., 2. Sér., Tome XL, 1875.* — *Contributions à l'histoire de la vésicule germinative etc. Bull. Acad. de Belg., 2. Sér., Tome XLI, 1876.* — *Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. Arch. Biol., Tome IV, 1883.* — **van Beneden** *et* **Neyt,** *Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. Arch. biol. 1887.* — **Bergh, R. S.,** *Kritik einer modernen Hypothese von der Übertragung erblicher Eigenschaften. Zool. Anz. 1892.* — **Blanc, Henri,** *Étude sur la fécondation de l'œuf de la truite. Ber. naturf. Ges. Freiburg, Bd. VIII.* — **Blochmann,** *Über die Richtungskörper bei den Insekteneiern. Biol. Centralbl., Bd. VII, 1887.* — *Über die Richtungskörper bei den Insekteneiern. Morphol. Jahrb., Bd. XII.* — *Über die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Festschr. z. Feier 500jährigen Bestehens der Univ. Heidelberg 1886, Med. Teil.* — *Über die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. Morphol. Jahrb., Bd. XV, 1889.* — **Böhm, A.,** *Über Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXII, 1888.* — *Die Befruchtung des Forelleneies. Sitz.-Ber. Ges. f. Morph. u. Phys. München 1891.* — **Born,** *Über den Einfluß der Schwere auf das Froschei. Arch. mikr. Anat., Bd. XXIV, 1885.* — *Weitere Beiträge zur Bastardierung zwischen den einheimischen Anuren. Arch. mikr. Anat., Bd. XXVII, 1886.* — *Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Arch. mikr. Anat., Bd. XLIII, 1894.* — **Boveri,** *Über die Bedeutung der Richtungskörper. Ges. f. Morph. u. Phys. München, 1886 u. Münch. med. Wochenschr., Jahrg. 33.* — *Zellenstudien. Jenaische Zeitschr. 1887, 1888, 1890.* — *Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Ges. f. Morph. u. Phys., München 1889.* — *Befruchtung. Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklungsgeschichte Merkel-Bonnet, Bd. I, 1892.* — *Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904.* — **Brauer,** *Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIII, 1894.* — *Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megaloceph. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLII, 1893.* — *Über das Ei von Branchipus Gruberi von der Bildung bis zur Ablage. Abh. Akad. Wiss. Berlin phys.-math.*

Kl. 1892. — **Bütschli,** *Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, Zellteilung u. Konjugation der Infusorien. Abh. Senckenberg. naturf. Ges., Bd. X, Frankfurt* 1876. — *Gedanken über die morphologische Bedeutung der sogenannten Richtungskörperchen. Biol. Centralbl., Bd. IV,* 1885. — *Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XXIX,* 1877. — **Calberla,** *Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XXX.* — **Carnoy, J. B.,** *La cytodiérèse de l'œuf. La vesicule germinative et les globules polaires de l'Ascaris mégalocéphale* 1886 *und La Cellule, Tome III,* 1887. — **Carnoy, J. B.** et **Lebrun, H.,** *La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens etc. La Cellule, Tome XII,* 1897; *Tome XIV,* 1898; *Tome XVI,* 1899; *Tome XVII,* 1900. — **Delage (Yves),** *Étude sur la mérogonie. Arch. zool. exp. Sér.* 3, *Tome VII,* 1899. — *Sur l'interprétation de la fécondation mérogonique et sur une théorie nouvelle de la fécondation normale. Ebenda* 1899. — *Sur la maturation cytoplasmique chez les Echinodermes. Arch. Zool. expér.,* 3. *Sér., Tome IX,* 1901. — *Les théories de la fécondation. Verh. internat. Zool.-Kongr. Berlin* 1901. — — *Einfluß der Kohlensäure auf die Parthenogenese. Centralbl. f. Phys.* 1902. — **Dewitz,** *Über Gesetzmäßigkeit in der Ortsveränderung der Spermatozoen und in der Vereinigung derselben mit dem Ei. Arch. ges. Phys., Bd. XXXIX,* 1886. — **Eberth,** *Die Befruchtung des tierischen Eies. Fortschritte d. Medizin* 1884. — **v. Erlanger,** *Beiträge zur Kenntnis usw. I. Über die Befruchtung u. erste Teilung des Ascariseies. Arch. mikr. Anat., Bd. XLIX,* 1897. — **Fick,** *Über die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LVI,* 1893. — **Flemming, W.,** *Über die Bildung von Richtungsfiguren in Säugetiereiern beim Untergang Graafscher Follikel. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt.,* 1885. — *Über Bauverhältnisse, Befruchtung und erste Teilung der tierischen Eizelle. Biol. Centralbl., Bd. III,* 1884. — *Beiträge zur Kenntnis der Zelle usw. III. Teil. Arch. mikr. Anat., Bd. XX,* 1881. — **Fol,** *Sur le commencement de l'hénogénie. Arch. Scienc. phys. et natur. Gèneve* 1877. — *Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie. Mém. Soc. de Phys. et d'Hist. nat. Genève* 1879. — *Arch. Scienc. phys. et nat. Gèneve* 1883. — *Le quadrille des centres, un épisode nouveau dans l'histoire de la fécondation. Arch. Scienc. phys. Anat. de Genève, Sér.* 3, *Tome XXV,* 1891. — **Giard, Alf.,** *Note sur les premiers phénomènes du développement de l'oursin. Comptes rendus, Tome LXXXIV,* 1877. — **Guignard,** *Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire. Ann. des Sc. nat., Sér.* 6, *Tome XVII,* 1884. — *Nouvelles études sur la fécondation, comparaison etc. Ann. des Sc. nat., Tome XIV, Botanique,* 1891. **Häcker, V.,** *Die Eibildung bei Cyclops u. Canthocamptus. Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ont., Bd. V.* — *Die Vorstadien der Eireifung. Arch. mikr. Anat., Bd. XLV,* 1895. — *Über die Selbständigkeit der väterlichen u. mütterlichen Kernbestandteile usw. Arch. mikr. Anat., Bd. XLVI,* 1895. — **Harper, Eug. How.,** *The fertilization and early development of the pigeons egg. Americ. Journ. of Anat., Vol. III,* 1904. — **Hartog, M.,** *Some problems of reproduction, a comparative study of gametogeny and protoplasmic senescence and rejuvenescence. Quart. Journ. micr.* 1891. — **Hasse, C.,** *Morphologie u. Heilkunde* 1880. — **Hatschek,** *Über die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung. Prag. med. Woch.* 1887. — **Henking,** *Über die Bildung von Richtungskörpern in den Eiern der Insekten und deren Schicksal. Nachr. d. Kgl. Gesellsch. d. Wiss. Göttingen, Jahrg.* 1888. — *Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. Teil* 1—3. *Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XLIX, LI, LIV.* — **Hensen, V.,** *Die Physiologie der Zeugung. Handb. d. Phys. v. Hermann* 1881. — *Die Grundlagen der Vererbung. Landwirtsch. Jahrb., Bd. XIV,* 1885. — **Herfort,** *Der Reifungsprozeß im Ei von Potromyzon fluviatilis. Anat. Anz., Bd. VIII,* 1893. — **Hertwig, Oscar,** *Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung u. Teilung des tierischen Eies. Morphol. Jahrb., Bd. I,* 1875; *Bd. III,* 1877; *Bd. IV, Heft* 1 *u.* 2, 1878. — *Welchen Einfluß übt die Schwerkraft auf die Teilung der Zellen? Jena* 1884. — *Das Problem der Befruchtung u. die Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jenaische Zeitschr. Naturw., Bd. XVIII,* 1884. — *Vergleich der Ei- u. Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXVI,* 1890. — *Urmund und Spina bifida. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXIX,* 1892. — *Ältere und neuere Entwicklungstheorien,* 1892. — *Ergebnisse und Probleme der Zeugungs- und Vererbungslehre. Vortrag auf dem internat. Kongreß in St. Louis* 1905. — **Hertwig, Oscar** *u.* **Richard,** *Experimentelle Untersuchungen über die Bedingungen der Bastardbefruchtung. Jena* 1885. — *Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien,* 1887. — — *Experimentelle Studien am tierischen Ei. Jenaische Zeitschr.* 1890. — **Hertwig, Richard,** *Über die Konjugation der Infusorien. Abh. bayr. Akad. Wiss., II. Kl., Bd. XVII,* 1889. — *Über die Gleichwertigkeit der Geschlechtskerne bei den Seeigeln. Sitz.-Ber. Ges. Morph. u. Physiol. München, Bd. IV,* 1888. — *Über Kernstruktur und ihre Bedeutung für Zellteilung u. Befruchtung. Ebenda* 1888. — *Über Befruchtung u.*

Konjugation. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. Berlin 1892. — *Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. Festschr. f. Gegenbaur. Leipzig 1896.* — **Hoffmann, C. K.,** *Zur Ontogenie der Knochenfische. Verh. Akad. Wiss. zu Amsterdam, 1881.* — *Über den Ursprung u. die Bedeutung der sog. freien Kerne in dem Nahrungsdotter bei den Knochenfischen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XLVI, 1888.* — **Holl, M.,** *Reifung der Eizelle bei den Säugetieren. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-natur. Kl., Bd. CII, 1893.* — **Ishikawa,** *Studies of reproductive elements. I. Spermatogenesis, ovogenesis and fertilization in Diaptomus. Journ. Coll. of Sc., Univ. Japan, Vol. V, 1891.* — **Kastschenko,** *Zur Frage über die Herkunft der Dotterkerne im Selachierei. Ant. Anz. 1888.* — *Über den Reifungsprozeß des Selachiereies. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. L.* — **Kölliker,** *Bedeutung der Zellkerne für die Vorgänge der Vererbung. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XLII.* — *Das Karyoplasma u. die Vererbung. Eine Kritik der Weismannschen Theorie von der Kontinuität des Keimplasma. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XLIV, 1886.* — **v. Kostanecki** *u.* **Siedlecki,** *Über das Verhältnis der Centrosomen zum Protoplasma. Arch. mikr. Anat., Bd. XLVIII, 1897.* — **v. Kostanecki** *u.* **Wierzejski,** *Über das Verhalten der sog. achromatischen Substanz im befruchteten Ei (Physa font.). Arch. mikr. Anat., Bd. XLVII, 1896.* — **Kultschitzky,** *Über die Eireifung u. die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris marginata. Mit 2 Tafeln. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXII, 1888.* — *Die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris megalocephala. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXI, 1888.* — **Kupffer,** *Beteiligung des Dotters am Befruchtungsakt bei Bufo variabilis u. vulgaris. Sitz.-Ber. math. Kl. München 1882.* — **Kupffer, C.** *u.* **Benecke, B,** *Die Befruchtung am Ei der Neunaugen. Königsberg 1878.* — **Lameere,** *Études sur la réproduction. Bruxelles 1890.* — **Loeb, Jacques,** *On the nature of the process of fertilization and the artificial production of normal larva (Plutei) from the unfertilized eggs of the sea-urchin. Amer. Journ. of Phys., Vol. III, 1899 u. Vol. IV, 1900.* — *Experiments on arteficial parthenogenesis in annelids (Chaetopterus) and the nature of the process of fertilization. Amer. Journ. of Phys., Vol. IV, 1901.* — *Über Eireifung, natürlichen Tod und Verlängerung des Lebens beim unbefruchteten Seesternei u. deren Bedeutung für die Theorie der Befruchtung. Arch. ges. Phys., Bd. XCIII, 1902.* — **Löwenthal,** *Befruchtung, Reifung u. Teilung des Eies von Oxyuris ambigua. Internat. Woch. Anat. u. Phys., Bd. VII, 1890.* — **Lovén, J.,** *Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Mollusca acephala lammellibranchiata. Abh. schwed. Akad. d. Wiss. 1848. Im Auszuge übersetzt. Stockholm 1879.* — **Mark, E. L.,** *Maturation. fecundation and segmentation of Limax campestris. Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard College, Vol. VI, 1881.* — **Massart,** *Sur la pénétration des spermatozoides dans l'œuf de la grénouille. Bull. Acad. de Belg., Sér. 3, Tome XVIII, 1889.* — **Maupas, E.,** *Le rajeunissement karyogamique chez les ciliés. Arch. Zool. expér. et génér., Sér. 2, Tome VII.* — **Mc. Clung,** *Notes on the accessory chromosome. Anat. Anz., Bd. XX, 1901.* — **Mead, A. D.,** *Some observations on maturation and fecundation in Chaetopterus pergamentaceus. Journ. Morph. Bost., Vol. X, 1895.* — **Meves, Fr.,** *Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra mac. Arch. mikr. Anat., Bd. XLVIII, 1897.* — *Spermiocytenteilungen bei der Honigbiene nebst Bemerkungen über Chromationreduktion. Arch. mikr. Anat., Bd. LXX, 1907.* — *Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Ebenda Bd. LXXII, 1908.* — *Über die Beteiligung der Plastochondrien an der Befruchtung des Eies von Ascaris meg. Ebenda Bd. LXXVI, 1911.* — *Verfolgung des sogenannten Mittelstücks des Echinodermspermiums usw. Ebenda, Bd. LXXX, 1912 u. Bd. LXXXV, 1914.* — **Meyer, Oscar,** *Celluläre Untersuchungen an Nematodeneiern. Jenaische Zeitschr. Naturw., Bd. XXIX, 1895.* — **Michaelis,** *Die Befruchtung des Tritoneies. Arch. mikr. Anat., Bd. XLVIII, 1897.* — **Minot,** *Proceed. Boston Soc. nat. hist., Vol. XIX, 1877, American Naturalist 1880.* — **Montgomery,** *The spermatogenesis up to the formation of the spermatid. Zool. Jahrb., Bd. XII, 1898.* — *Chromatin reduction in the Hemiptera. Zool. Anz., Bd. XXII, 1899.* — *A study of the chromosomes of the germ-cells of Metazoa. Trans. Amer. phil. Soc., Vol. V, 1901.* — *Some observations and considerations upon the maturation phenomena of the germ-cells. Biol. Bull., Vol. VI, 1904.* — **Moore, J. E. S,** *On the structural changes in the reproduction cells during the spermatogenesis of Elasmobranchs. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. XXXVIII, 1896.* — **Morgan, T. H.,** *Further studies in the action of salt-solutions and other agens, on the eggs of Arbacia. Arch. Entw.-Mech., Bd. X, 1900.* — *The fertilization of nonnucleated fragments of echinoderms eggs. Ebenda, Bd. II, 1895.* — **Müller, Fr.,** *Zur Kenntnis des Furchungsprozesses im Schneckenei. Arch. f. Naturgesch. 1848.* — **v. Nägeli, C.,** *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, 1884.* — **Nußbaum, M.,** *Über die Veränderung der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung. Arch. mikr. Anat., Bd. XXIII, 1884.* — *Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. mikr. Anat., Bd. XVIII, 1880.* — *Bildung u. Anzahl der Richtungskörper bei Cirripedien. Zool. Anz., Bd. XII, 1889.* — **Öllacher, J.,** *Beiträge zur Geschichte des Keimbläschens im Wirbeltierei. Arch. mikr.*

Anat., Bd. VIII, 1872. — Untersuchungen über die Furchung u. Blätterbildung im Hühnerei. Strickers Studien, Bd. I. — **Oppel,** Die Befruchtung des Reptilieneies. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXIX, 1892. — **Platner, G.,** Über die Befruchtung bei Arion empiricorum. Arch. mikr. Anat., Bd. XXVII, 1886. — Beiträge zur Kenntnis der Zelle u. ihrer Teilung. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXIII, 1889. — Die erste Entwicklung befruchteter u. parthenogenetischer Eier von Liparis dispar. Biol. Centralbl., Bd. VIII, 1888/89. — Über die Bildung der Richtungskörperchen. Ebenda Bd. VIII. — **Purkinje,** Symbolae ad ovi avium historiam ante incubationem. Lipsiae 1825. — **vom Rath, O.,** Zur Kenntnis der Spermatogenese von Gryllotalpa vulg. Arch. mikr. Anat., Bd. XL, 1892. — Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduktion in der Samen- u. Eireife. Arch. mikr. Anat., Bd. XLVI, 1895. — **Rückert,** Zur Befruchtung des Selachiereies. Anat. Anz., Bd. VI, 1891. — Über physiologische Polyspermie bei meroblastischen Wirbeltiereiern. Anat. Anz. 1892. — Zur Eireifung der Copepoden. Anat. Hefte, Bd. IV, 1894. — Die Chromatinreduktion bei der Reifung der Sexualzellen. Merkel-Bonnets Ergebn., Bd. III, 1894. — Über das Selbständigbleiben väterlicher u. mütterlicher Kernsubstanz usw. Arch. mikr. Anat., Bd. XLV, 1895. — **Sabatier, M. A.,** Contributions à l'étude des globules polaires et des éléments éliminés de l'oeuf en général. (Théorie de la sexualité.) Montpellier 1884. — **Sala Luigi,** Experimentelle Untersuchungen über die Reifung u. Befruchtung der Eier bei Ascaris megaloc. Arch. mikr. Anat., Bd. XLIV, 1895. — **Schneider, A.,** Das Ei u. seine Befruchtung. Breslau 1883. — **Schultze, O.,** Untersuchungen über die Reifung u. Befruchtung des Amphibieneies. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XLV, 1887. — **Seeliger,** Gibt es geschlechtlich erzeugte Organismen ohne mütterliche Eigenschaften? Arch. Entw.-Mech., Bd. I, 1895. — **Selenka, E.,** Befruchtung des Eies von Toxopneustes variegatus. Leipzig 1878. — **Sobotta, J.,** Die Befruchtung u. Furchung des Eies der Maus. Arch. mikr. Anat., Bd. XLV, 1895. — Die Reifung u. Befruchtung des Eies von Amphioxus lanc. Arch. mikr. Anat., Bd. L, 1897. — Die Reifung n. Befruchtung des Wierbeltiereies. Merkel-Bonnets Ergeb. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1896. — **Strasburger, Ed.,** Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena 1884. — Über Kern- u. Zellteilung im Pflanzenreich, nebst einem Anhang über Befruchtuug. Jena 1888. — Über periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen. Biol. Centralbl., Bd. XIV, 1894. — Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosoma u. Cilienbildner im Pflanzenreich. Jena 1900. — Über Reduktionsteilung. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin 1904. — Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger u. Reduktionsteilung. Jahrb. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908. — **van der Stricht,** La maturation et la fécondattion de l'œuf d'Amphioxus. Arch. Biol., Tome XIV, 1896. — **Sutton, W.,** On the morphology of the chromosome group in brachystola magna. Biol. Bull., Vol. IV, 1902. — The chromosome in heredity. Biol. Bull., Vol. IV, 1903. — **Tafani,** I primi momenti dello sviluppo dei mammiferi. Pubblicazioni del Istituto di studi superiori in Firenze, 1889. — **Vejdovsky,** Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, Reifung, Befruchtung u. Furchung des Rhynchelmiseies. Prag 1888. — **de Vries, Hugo,** Intracelluläre Pangenesis. Jena 1889. — **Weismann, A.,** Über die Vererbung. Jena 1883. — Die Kontinuität des Keimplasma als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena 1885. — Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena 1887. — Amphimixis oder die Vermischung der Individuen. Jena 1891. — **Weismann u. Ishikawa,** Über die Bildung der Richtungskörper bei tierischen Eiern. Ber. Naturf. Ges. Freiburg, Bd. III, 1887. — Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper. Zool. Jahrb., Bd. III. — Über die Parakopulation im Daphnidenei, sowie über Reifung u. Befruchtung desselben. Zool. Jahrb., Bd. IV, 1889. — **Wheeler, W. M.,** The behavior of the centrosomes in the fertilized egg of Myzostoma glabrum. Journ. Morph., Vol. X, 1895. — **Whitman, C. O.,** The kinetic phenomena of the egg during maturation and fecundation. Journ. Morph., Vol. I, 1887. — **Wilson** and **Mathews,** Maturation, fertilization and polarity in the echinoderm egg. Journ. Morph. 1895. — **Wilson, E. B.,** Studies on chromosomes I. II. III. Journ. Exp. Zool., Vol. II, 3, Vol. II, 4, 1905; Vol. III, 1906 etc. — **Zacharias, Otto,** Neue Untersuchungen über die Kopulation der Geschlechtsprodukte u. den Befruchtungsvorgang bei Ascaris megaloc. Arch. mikr. Anat., Bd. XXX, 1887. — Die feineren Vorgänge bei der Befruchtung des tierischen Eies. Biol. Centralbl., Bd. VII, 1888.

Eine ausführliche Zusammenstellung der Literatur, namentlich auch der letzten Jahre findet sich in:

1. **Hertwig, Richard,** Eireife, Befruchtung und Furchungsprozeß, in Hertwig: Handbuch der vergl. u. experim. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere, Bd. I, Kap. 2, 1903.
2. **Korschelt u. Heider,** Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil, 1902.

Literatur zu Kapitel III.

I. Außer den schon im zweiten Kapitel angeführten Schriften siehe: ***Agassiz, A.* and *Whitman***, *The development of osseous fishes. Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., Vol. XIV, 1889.* — ***v. Baer, C. E.***, *Die Metamorphose d. Eies d. Batrachier. Müllers Arch. 1834.* — ***Born, G.***, *Über d. Furchung d. Eies bei Doppelbildungen. Bresl. ärztl. Zeitschr. 1887.* — ***Coste***, *Histoire générale et particulière du développement des corps organisés. 1847—1859.* — ***v. Ebner, V.***, *Die äußere Furchung d. Tritoneies. Festschr. f. Rollett. 1893.* — ***Flemming***, *Über d. ersten Entwicklungserscheinungen am Ei d. Teichmuschel. Arch. mikr. Anat., Bd. X, 1874.* — *Beiträge zur Kenntnis d. Zelle u. ihrer Lebenserscheinungen. Ebenda Bd. XVI, 1879.* — *Neue Beiträge zur Kenntnis d. Zelle. Arch. mikr. Anat., Bd. XXIX, 1887.* — ***Fol, H.***, *Die erste Entwicklung des Geryonideneies. Jenaische Zeitschr., Bd. VII, 1873.* — *Sur le developpement des Ptéropodes. Arch. Zool. expér. et gén., Tome IV et V, 1875—76.* — ***Gasser***, *Eierstocksei u. Eileiterei d. Vogels. Marburger Sitz.-Ber. 1884.* — ***Grönross***, *Zur Entwicklungsgeschichte d. Erdsalamanders. Anat. Hefte, Bd. VI, 1896.* — ***Haeckel, E.***, *Die Gastrula u. Eifurchung. Jenaische Zeitschr., Bd. IX, 1875.* — ***Heape, Walter***, *The development of the mole, the ovarian ovum and segmentation of the ovum. Quart. Journ. micr. Sc. N. Ser., Vol. XXVI u. XXVII, 1886/1887.* — ***His***, *Über d. Keimhof oder Periblast d. Selachier. Arch. Anat. u. Entw. 1897.* — ***Jennings***, *The early development of Asplanchna. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., Vol. XXX, 1896.* — ***Klonka***, *Die Furchung d. Hühnereies. Anat. Hefte, Bd. III, 1894.* — ***v. Kölliker***, *Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. 1844.* — ***v. Leydig, Fr.***, *Die Dotterfurchung nach ihrem Vorkommen in d. Tierwelt u. nach ihrer Bedeutung. Okens Isis. 1848.* — ***Prevost* et *Dumas***, *Ann. des Sc. nat., Tome II.* — ***Rabl, C.***, *Über Zellteilung. Morph. Jahrb., Bd. X, 1885.* — ***Rauber, A.***, *Furchung u. Achsenbildung bei Wirbeltieren. Zool. Anz. 1883.* — *Schwerkraftversuche an Forelleneiern. Ber. Naturforsch. Gesellsch. Leipzig, 1884.* — ***Reichert***, *Der Furchungsprozeß u. d. sogenannte Zellenbildung um Inhaltsportionen. Müllers Archiv. 1846.* — ***Remak***, *Comptes rendus, Tome XXXV, 1852.* — ***Rusconi***, *Sur le développement de la grenouille. Milan 1826.* — ***Salensky, W.***, *Befruchtung u. Furchung d. Sterleteies. Zool. Anz. 1878.* — ***Sarasin***, *Reifung u. Furchung d. Reptilieneies. Arb. zool. Inst. Würzburg, Bd. VI.* — ***Schneider***, *Untersuchungen über Plathelminthen. Jahrb. d. Oberhess. Gesellsch. Nat.- u. Heilk., 1873.* — ***Semon, R.***, *Zur Entwicklungsgeschichte d. Monotremen. Zool. Forschungsreisen in Australien, Bd. II, 1894.* — ***Schultze, Max***, *De ovorum ranarum segmentatione, quae Furchungsprozeß dicitur. Bonn 1863.* — ***Strasburger***, *Zellbildung u. Zellteilung. 3 Aufl. Jena 1875.* — ***Virchow, H.***, *Dotterzellen u. Dotterfurchung bei Wirbeltieren. Verh. d. Anat. Gesellsch. Wien 1892.* — *Das Dotterorgan d. Wirbeltiere. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LIII, Suppl. 1892 u. Arch. mikr. Anat., Bd. XL, 1893.* — *Dottersyncytium u. Keimhautrand d. Salmoniden. Verh. d. Anat. Gesellsch. Straßburg 1894.* — ***Wenkebach***, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. Knochenfische. Arch. mikr. Anat., Bd. XXVIII, 1883.* — ***Whitman* and *Eycleshymer***, *The egg of Amia and its cleavage. Journ. Morph., Vol. XII, 1897.* — ***Ziegler***, *Zur Entstehung des Periblastes bei den Knochenfischen. Anat. Anz., Bd. XII, 1896.*

Anmerkung: Eine ausführliche Literatur von 173 Nummern findet sich in: Ergebnisse d. Anat. u. Entwickl. MERKEL u. BONNET, 1897; SOBOTTA, Die Furchung d. Wirbeltiereies.

II. ***Born, G.***, *Über den Einfluß der Schwere auf das Froschei. Arch. mikr. Anat., Bd. XXIV, 1885.* — *Über Druckversuche an Froscheiern. Anat. Anz. 1893.* — ***Chabry***, *Contribution à l'embryologie normale et tératologique des Ascidies simples. Journ. Anat. et Phys. 1887.* — ***Conklin, Edw.***, *Organ forming substances in the eggs of ascidians. Biol. Bull., Vol. VIII, 1905.* — ***Crampton***, *Experimental studies on gasteropod development. Arch. Entwickl.-Mech., Bd. III, 1896.* — ***Driesch***, *Entwicklungsmechanische Studien. I—VI. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LIII, LV.* — *Zur Verlagerung d. Blastomeren d. Echinideneies. Anat. Anz. 1893.* — *Von d. Entwicklungsgeschichte einzelner Ascidienblastomeren. Arch. Entwickl.-Mech., Bd. I, 1895* — *Philosophie des Organischen. Bd. I, Leipzig 1909.* — ***v. Ebner, V.***, *Die äußere Furchung d. Tritoneies u. ihre Beziehung zu den Hauptrichtungen d. Embryos. Festschr. f. Rollett. 1893.* — ***Fischel, Alf.***, *Experiment. Untersuchungen am Ctenophorenei. Arch. Entwickl.-Mech., Bd. VI u. VII, 1897—1898.* — ***Hertwig, Oscar***, *Welchen Einfluß übt die Schwerkraft für d. Teilung d. Zellen? Jena 1884.* — *Über den Wert d. ersten Furchungszellen auf d. Organbildung d. Embryos. Arch. mikr. Anat., Bd. XLII, 1893.* — *Die Tragweite d. Zellentheorie. Die Aula, Wochenbl. f. d. akad. Welt, 1895, I. Jahrg.* — *Beiträge zur experimentellen Morphol. u. Entwicklungsgesch. 4. Über einige durch Zentrifugalkraft in d. Entwicklung d. Froscheies hervorgerufene Verände-*

rungen. Arch. mikr. Anat., Bd. LIII, 1899. — Weitere Versuche über d. Einfluß d. Zentrifugalkraft usw. Arch. mikr. Anat., Bd. LXIII, 1904. — Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- u. Vererbungslehre. Jena 1909. — **Korschelt u. Heider,** *Lehrb. d. vergleichenden Entwicklungsgesch. d. wirbellosen Tiere Allgemeiner Teil. III. Lief. Jena 1909. —* **Morgan and Tsuda,** *The orientation of the frog egg. Quart. Journ. micr. Sc., N. S., Vol. XXXV. —* **Morgan,** *Studies of the partial larvae of Sphaerechinus. Arch. Entwickl.-Mech., Bd. II, 1896. --* **Pflüger, E.,** *Über den Einfluß der Schwerkraft auf d. Teilung d. Zellen. Arch. ges. Physiol., Bd. XXXI u. XXXII, 1883. —* **Rabl, K.,** *Über organbildende Substanzen u. ihre Bedeutung für d. Vererbung. Leipzig 1906. —* **Roux,** *Über d. Zeit d. Bestimmung d. Hauptrichtungen d. Froschembryos. Leipzig 1883. — Über d. Bedeutung d. Kernteilungsfiguren. Leipzig 1883. — Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryos. Arch. mikr. Anat., Bd. XXIX, 1887. — Über d. künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln usw. Virchows Arch., Bd. CXIV, 1888. — Über d. entwicklungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen d. Eies. Verh. Anat. Ges. Wien 1892. — Über Mosaikarbeit u. neuere Entwicklungshypothesen. Merkel-Bonnet, Anat. Hefte, 1893. —* **Schultze, Oscar,** *Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlarven mit Hilfe abnormer Gravitationswirkung. Arch. Entwickl.-Mech., Bd. I, 1895. —* **Wilson, Ed.,** *On multiple and partial development in Amphioxus. Anat. Anz. 1892. — Amphioxus and the mosaic theory. Journ. Morph. 1893. — Experimental studies on germinal localization. I u. II. Journ. exper. Zool., Vol. I, 1904. —* **Ziegler,** *Über Furchung unter Pressung. Verh. Anat. Ges. 1894. —* **Zoja, Raffaello,** *Sullo sviluppo dei blastomeri isolati delle uove di alcune meduse (e di altri organismi). Arch. Entwickl.-Mech., Bd. I u. II, 1895, 1896.*

Literatur zur Entwicklung der Keimblätter. Kapitel IV—IX.

Adler, W., *Die Entwicklung d. äußeren Körperform u. d. Mesoderms bei Bufo vulg. Intern. Monatstchr. Anat. u. Phys., Bd. XVIII, 1901. —* **Assheton, R.,** *A reinvestigation into the early stages of development of the rabbit. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S., Vol. XXXVII, 1894. — On the phenomena of the fusion of the epiblastic layers in the rabbit and in the frog. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S., Vol. XXXVII, 1894. — The primitive streak of the rabbit, the causes which may determine its shape and the part of the embryo formed by its activity. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S., Vol. XXXVII, 1894. — An experimental examination into the growth of the blastoderm of the chick. Proc. Roy. Soc., Vol. LX, 1896. — An account of a blastodermic vesicle of the sheep on the seventh day with two germinal areas. Journ. Anat. and Phys., Vol. XXXII, 1898. — The segmentation of the ovum of the sheep, with observations on the hypothesis of a hypoblastic origin for the Trophoblast. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S., Vol. XLI. — The development of the pig during the first ten days. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S., Vol. XLI, 1898. — Professor Hubrechts paper on the early ontogenetic phenomena in mammals; an appreciation and a criticism. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. LIV, 1909. —* **Balfour,** *A comparison of the early stages in the development of Vertebrates. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S., Vol. XV, 1875. — On the early development of the Lacertilia together with some observations on the nature and relations of the primitive streak. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S., Vol. XIX, 1879. — On the structure and homologies of the germinal layers of the embryo. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S., Vol. XX, 1880. —* **Balfour and Deigthon,** *A renewed study of the germinal layers of the chick. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S., Vol. XXII, 1882. —* **Ballowitz,** *Die Gastrulation bei der Ringelnatter usw. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXX, 1901. —* **v. Bambeke,** *Le sillon médian ou raphé gastrulaire du Triton alpestre. Arch. Biol., Tome XVII, 1894. —* **Bellonci,** *Blastoporo e linea primitiva dei vertebrati. Atti della R. Accad. dei Lincei, S. III, Vol. XIX, 1884. —* **van Beneden, Ed.,** *Recherches sur l'embryologie des Mammifères. La formation des feuillets chez le lapin. Arch. Biol., Tome I, 1880. — Untersuchungen über d. Blätterbildung, den Chordakanal u. d. Gastrulation bei d. Säugetieren. Anat. Anz. 1888. — Erste Entwicklungsstadien von Säugetieren. Tagebl. 59. Versamml. deutsch. Naturf. u. Ärzte zu Berlin 1886. — Recherches sur les premiers stades du développement du murin (Vesp. mur.). Anat. Anz., Bd. XVI, 1899. —* **Bertacchini, P.,** *Morfogenesi e teratogenesi negli Anfibi anuri etc. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. XVI, 1899; Bd. XVII, 1900. —* **Bonnet, R.,** *Beiträge zur Embryologie d. Wiederkäuer, gewonnen am Schafei. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1884 u. 1889. — Über d. Entwicklung d. Allantois u. d. Bildung d. Afters bei d. Wiederkäuern u. über d. Bedeutung d. Primitivrinne usw. Anat. Anz., Bd. III, 1888. — Beiträge zur Embryologie d. Hundes. Merkel-Bonnets anat. Hefte, Bd. IX, 1897; Bd. XVI, 1901. —* **Born,** *Erste Entwicklungsvorgänge. Merkel-Bonnets Ergebnisse d. Anat. u. Entwickl. 1892. —* **Brachet, A.,** *Recherches sur*

l'ontogénèse des Amphibiens urodèles et anoures. Arch. Biol., Tome XIX, 1902. — *Gastrulation et formation de l'embryon chez le Chordés. Anat. Anz., Bd. XXVII, 1905.* — **Brauer, A.,** *Beiträge zur Kenntnis d. Entwicklungsgesch. u. Anat. d. Gymnophionen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. X, 1897, Bd. XII, 1899.* — **Braun,** *Die Entwicklung d. Wellenpapageies. Arbeiten zool.-zoot. Inst. Würzburg, Bd. V, 1882.* — *Entwicklungsvorgänge am Schwanzende bei einigen Säugetieren mit Berücksichtigung d. Verhältnisse beim Menschen. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1882.* — **Braus,** *Rückenrinne u. Rückennaht d. Tritongastrula. Jenaer Zeitschr. Naturw., N. F., Bd. XXII, 1895 u. Anat. Anz., Bd. XX, 1901.* — **Mac Bride, E. W.,** *The early development of Amphioxus. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XL, 1898 u. Vol. XLIII, 1900.* — **Brook,** *The formation of the germinal layers in Teleostei. Trans. Soc. Edinburgh, Vol. XXXIII.* — **Bütschli,** *Bemerkung zur Gastraea-Theorie. Morphol Jahrb., Bd. IX, 1884.* — **v. Davidoff, M.,** *Die Urmundtheorie. Anat. Anz., Bd. VIII, 1893.* — **Dean, B.,** *The early development of the garpike (Lepidosteus) and Sturgeon (Acip.). Journ. Morph., Vol. XI, 1895.* — *The early development of Amia. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S., Vol. XXXVIII, 1896.* — *On the embryology of Bdellostoma Stouti. Festschr. 70. Geburtst. C. v. Kupffer. Jena 1899.* — **Dendy, A.,** *Outlines of the development of the Tuatara sphenodon (Hatteria). Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XLII, 1899.* — **Disse,** *Die Entwicklung d. mittleren Keimblattes im Hühnerei. Arch. mikr. Anat., Vol. XV, 1878.* — **Doflein, F.,** *Zur Entwicklungsgesch. von Bdellostoma. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Hamburg 1899.* — **Duval, M.,** *Études sur la ligne primitive de l'embryon du poulet. Ann. des Sc. nat., Tome VII, 1880.* — *De la formation du blastoderme dans l'oeuf d'oiseau. Ann. des Sc. nat. Zool., Tome VII, 1884.* — *Études sur l'embryologie des Chéiroptères. L'ovule, la gastrula, le blastoderme etc. Paris 1899.* — **v. Erlanger,** *Über den Blastoporus der anuren Amphibien, sein Schicksal u. seine Beziehungen zum bleibenden After. Zool. Jahrb., Bd. IV, 1890.* — **Êternod,** *De la présence dans l'embryon humain d'un canal notochordal soit d'un archenteron. Arch. Sc. phys. et nat. Genève 1899.* — *Il y a un canal notochordal dans l'embryon humain. Anat. Anz., Bd. XVI, 1899.* — **Fleischmann, A.,** *Zur Entwicklungsgesch. d. Raubtiere. Biol. Centralbl., Bd. VII, 1887.* — *Mittelblatt u. Amnion d. Katze. Habilitationsschr.* — **Gasser,** *Der Primitivstreifen bei Vogelembryonen. Schrift. Ges. z. Beförderung d. ges. Naturw. Marburg, Bd. XI, 1878.* — *Beiträge zur Kenntnis d. Vogelkeimscheibe. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1882.* — **Gerhardt,** *Die Keimblattbildung bei Tropidonotus natrix. Mit einem Vorwort von Oscar Hertwig. Anat. Anz., Bd. XX, 1901.* — **Gerlach, Leo,** *Über d. entodermale Entstehungsweise d. Chorda. Biol. Centralbl., I. Jahrg., 1881.* — **Goette,** *Beiträge zur Entwicklungsgesch. d. Wirbeltiere. Arch. mikr. Anat., Bd. X, 1874.* — *Entwicklungsgesch. d. Flußneunauges. I. 1890.* — **Grönroos,** *Die Gastrula u. d. primitive Darmhöhle d. Erdsalamanders. Anat. Anz., Bd. XIV, 1898.* — **Haeckel,** *Die Gastraea-Theorie, d. phylogenet. Klassifikation d. Tierreichs u. d. Homologie d. Keimblätter. Jenaische Zeitschr., Bd. VIII, 1874.* — *Die Gastrula u. d. Eifurchung d. Tiere. Ebenda, Bd. IX, 1875.* — *Nachträge zur Gastraea-Theorie. Ebenda, Bd. XI.* — *Ursprung u. Entwicklung d. tierischen Gewebe. Ein histogenetischer Beitrag zur Gastraea-Theorie. Ebenda, Bd. XVIII, N. F. Bd. XI, 1884.* — *Ziele u. Wege d. heutigen Entwicklungsgesch. Jena 1875.* — **Hatschek, B.,** *Studien über d. Entwicklung d. Amphioxus. Arb. zool. Inst. Wien u. Triest, Bd. IV, 1881.* — *Über d. gegenwärtigen Stand d. Keimblättertheorie. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1893.* — **Hatta, S.,** *On the formation of the germinal layers in Petromyzon. Journ. College of Sc. Imp. Univers. in Tokyo, Vol. V, 1892.* — **Heape, W.,** *The development of the mole (Talpa europaea). Quart. Journ. Micr. Sc. 1883.* — **Heider, K.,** *Ist d. Keimblättertheorie erschüttert? Zool. Centralbl. 1897.* — **Hertwig, Oscar,** *Die Chaetognathen. Eine Monographie. Jena 1880.* — *Die Entwicklung d. mittleren Keimblattes d. Wirbeltiere. Jena 1883.* — *Urmund u. Spina bifida. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXIX, 1892.* — *Die Lehre von den Keimblättern. Handb. d. vergleich. u. exper. Entwicklungsl. d. Wirbeltiere, 1903.* — **Hertwig, Oscar** u. **Richard,** *Studien zur Blättertheorie. Heft I—V. 1879—1883.* — *Die Cölomtheorie. Jena 1881.* — **His, W.,** *Untersuchungen über d. erste Anlage d. Wirbeltierleibes. 1868.* — *Unsere Körperform u. d. physiol. Problem ihrer Entstehung. 1871.* — *Über d. Bildung von Haifischembryonen. Zeitschr. Anat. u. Entw., Bd. II, 1877.* — *Neue Untersuchungen über d. Bildung d. Hühnerembryo. Arch. Anat. u. Entwickl., 1877.* — *Untersuchungen über d. Entwickl. d. Knochenfischembryo. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1878.* — *Zur Frage d. Längsverwachsung von Wirbeltierembryonen. Verh. Anat. Ges. 1891.* — *Über die Verwachsung von Selachierkeimen usw. Verh. Ges. deutsch. Naturf. Wien, Teil II, 1894.* — **Hoffmann, C. K.,** *Sur l'origine du feuillet blastodermique moyen chez les poissons cartilagineux. Arch. Néerland., Tome XVIII.* — *Über d. Entwicklungsgesch. d. Chorda dorsalis. Festschr. f. Henle. 1882.* — *Die Bildung d. Mesoderms, d. Anlage d. Chorda dorsalis u. d. Entwickl. d. Canalis neurentericus bei Vogelembryonen. Verh.*

Akad. Wiss., Amsterdam 1883. — *Beiträge zur Entwicklungsgesch. d. Reptilien. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XL, 1884.* — *Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgesch. d. Reptilien. Morph. Jahrb., Bd. XI, 1886.* — **Houssay,** *Études d'embryologie sur les Vertébrés. Arch. Zool. expér., 1890.* — **Hubrecht, W.,** *Studies in Mammalian embryology. I. The placentation of Erinaceus europaeus. II. The development of the germinal layers of Sorex vulgaris Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXX and XXXI, 1890.* — *The development of the germinal layers of Sorex vulg. Stud. Zool. Laborat. Utrecht, Vol. I, 1892.* — *Die Phylogenese d. Amnion u. d. Bedeutung d. Trophoblasts. Amsterdam 1896.* — *Die Keimblase von Tarsius usw. Festschr. 70. Geburtstag v. C. Gegenbaur, Bd. II, 1896.* — *Gastrulation of vertebrates. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XLIX, 1905.* — *Early ontogenetic phenomena in mammals and their bearing on our interpretation of the phylogeny of the vertebrates. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. LIII, 1908.* — **Huxley,** *On the classification of the animal kingdom. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XV, 1875.* — *The anatomy of invertebrated animals. 1877. Deutsche Ausgabe von Spengel. Grundzüge d. Anat. d. Wirbeltiere. 1878.* — **Jablonowski, J.,** *Über einige Vorgänge in d. Entwickl. d. Salmonidenembryos usw. Anat. Anz., Bd. XIV, 1898.* — *Über d. Bildung d. Medullarstrangs beim Hecht. Festschr. f. A. B. Meyer, 1899.* — **Janosik, J.,** *Quelques remarques sur le developpement de Lacerta agilis. Bibliogr. anat., Tome VI, 1898.* — **Jenkinson,** *A reinvestigation of the early stages of the development of the mouse. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S., Vol. XLIII, 1900.* — **Johnson, Alice,** *On the fate of the blastopore and the presence of a primitive streak in the newt. Quart. Journ. Micr. Sc. 1884.* — **Kastschenko,** *Zur Entwicklungsgesch. d. Selachierembryos. Anat. Anz. 1888.* — **Keibel, Fr.,** *Zur Entwicklungsgesch. d. Chorda bei Säugern. Arch. Anat. u. Phys., 1889.* — *Die Entwicklung d. Mesoblast beim Schaf. Verh. Anat. Ges. 1894.* — *Studien zur Entwicklungsgesch. d. Schweins. Morphol. Arbeit. Schwalbe, Bd. III, 1893 u. Bd. V, 1895.* — **Kerr, J. G.,** *The external features in the development of Lepidosiren paradoxa. Philos. Transact. Royal Soc. London, Ser. B, Vol. CXCII, 1900.* — *The development of Lepidosiren paradoxa. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XLV, 1901.* — **Klaatsch, H.,** *Bemerkungen über d. Gastrula d. Amphioxus. Morph. Jahrb., Bd. XXV, 1897.* — **v. Kölliker,** *Die Entwicklung d. Keimblätter d. Kaninchens. Festschr. Julius-Maximilians-Univers. Würzburg. Leipzig 1882.* — *Über d. Chordahöhle u. d. Bildung d. Chorda beim Kaninchen. Sitz.-Ber. phys.-med. Ges. Würzburg 1883.* — *Die embryonalen Keimblätter u. d. Gewebe. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XL, 1884.* — **Koller, C.,** *Beiträge zur Kenntnis d. Hühnerkeims im Beginne d. Bebrütung. Sitz.-Ber. Akad. Wiss., III. Abt., Wien 1879.* — *Untersuchungen über d. Blätterbildung im Hühnerei. Arch. mikr. Anat., Bd. XX, 1881.* — **Kollmann, J.,** *Über Spina bifida u. Canalis neurentericus. Verh. Anat. Ges. 1893.* — **Kopsch, Fr.,** *Experimentelle Untersuchungen über d. Keimhautrand d. Salmoniden. Verh. Anat. Ges. Berlin 1896.* — *Bildung u. Bedeutung d. Canalis neurentericus. Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1896, 1897.* — *Experimentelle Untersuchungen am Primitivstreifen d. Hühnchens u. an Scyllium-Embryonen. Verh. Anat. Ges. Kiel, 1898.* — *Gemeinsame Entwicklungsformen bei Wirbeltieren u. Wirbellosen. Verh. Anat. Ges. 1898.* — *Über d. Verhältnis d. embryonalen Achsen zu d. acht ersten Furchungsebenen beim Frosch. Intern. Monatsschr. Anat. u. Phys., Bd. XVII, 1900.* — *Untersuchungen über Gastrulation u. Embryobildung bei d. Chordaten. Leipzig 1904.* — **Kowalevsky,** *Entwicklungsgesch. d Sagitta. Mém Acad. Sc. Pétersbourg, VII. Sér., Tome XVI, 1871.* — *Untersuchungen über d. Entwickl. d. Brachiopoden. Nachr. Ges. d. Freunde d. Naturerkenntnis usw., Bd. XIV. Moskau 1875.* — *Weitere Studien über d. Entwicklungsgesch. d. Amphioxus usw. Arch. mikr. Anat., Bd. XIII, 1877.* — **v. Kupffer u. Benecke,** *Die ersten Entwicklungsvorgänge am Ei d. Reptilien. Königsberg 1878.* — **v. Kupffer,** *Die Gastrulation an d. meroblastischen Eiern d. Wirbeltiere u. d. Bedeutung d. Primitivstreifens. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1882, 1884.* — *Über d. Canalis neurentericus d. Wirbeltiere. Sitz.-Ber. Ges. Morph. u. Phys. München, 1887.* — *Die Entwicklung von Petromyzon Planeri. Arch. micr. Anat., Bd. XXXV, 1890.* — **Ray Lankester, E.,** *On the primitive cell-layers of the embryo as the basis of genealogical classification etc. Ann. and Mag. Nat. Hist., Vol. XI, 1873.* — *Notes on the embryology and classification of the animal kingdom etc. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XVII, 1877.* — **Lereboullet,** *Recherches sur les monstruosités du brochet. Ann. des Sc. nat., IV. Sér., Tome XX, 1863,* — **Leuckart, R.,** *Über d. Morphologie u. Verwandtschaftsverhältnisse d. wirbellosen Tiere. Braunschweig 1848.* — **Lieberkühn,** *Über d. Keimblätter d. Säugetiere. Zur Doktor-Jubelfeier H. Nasse, 1879.* — *Über d. Chorda bei Säugetieren. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1882, 1884.* — **Lotze,** *Allgemeine Physiologie. 1851.* — **Lwoff, B.,** *Die Bildung d. primären Keimblätter u. d. Entstehung d. Chorda u. d. Mesoderms bei d. Wirbeltieren. Bull. Soc. Natural., Moscou 1894.* — *Über d. Keimblätterbildung bei d. Wirbeltieren. Biol. Centralbl., Bd. XIII, 1893.* — **Mehnert,** *Gastrulation u. Keimblätterbildung d. Emys lut. taur. Morph.*

Arb. v. G. Schwalbe, Bd. I. Jena 1891. — **Metschnikoff,** *Studien über d. Entwickl. d. Echinodermen u. Nemertinen. Mém. Acad. d. Sc. Pétersbourg, VII. S., Tome XIV, 1869.* — *Untersuchungen über d. Metamorphose einiger Seetiere. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XX, 1870.* — *Studien über d. Entwicklung d. Medusen u. Siphonophoren. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XXIV, 1874.* — **Minot, Sedgwick,** *The concrescence theory of the vertebrate embryo. Amer. Naturalist, 1889, 1890.* — **Mitrophanow,** *Beobachtungen über d. erste Entwicklung d. Vögel. Merkel-Bonnets Anat. Hefte, 1899.* — *Über d. erste Entwicklung d. Krähe. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXIX, 1901.* — **Mitsukuri** u. **Ishikawa,** *On the formation of the germinal layers of Chelonia. Quart. Journ. Micr. Sc. London, Vol. XXVII, 1886.* — **Mitsukuri,** *On the fate of the blastopore, the relations of the posterior end of the embryo of Chelonia etc. Journ. Coll. Sc. Tokio, Vol. X, 1896.* — *On the paired origin of the mesoblast in Vertebrata. Anat. Anz. 1891.* — *On mesoblast formation in Gecko. Anat. Anz. 1893.* — *On the process of Gastrulation in Chelonia. Journ. Coll. Sc. Imp Univ. Japan, Tome VI, 1894.* — **Morgan, T. H.,** *The formation of the embryo of the frog. Anat. Anz., Bd. IX, 1894.* — *The formation of the fish embryo. Journ. Morph., Vol. X, 1885.* — *The development of the frogs egg. New York 1897.* — **Morgan, T. H.** *and* **Hazen,** *The gastrulation of Amphioxus. Journ. Morph., Vol. XVI, 1900.* — **Morgan** *and* **Tsuda,** *The orientation of the frogs egg. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXXV, 1893.* — **Oellacher,** *Untersuchungen über d. Furchung u. Blätterbildung im Hühnerei. Strickers Studien, I., 1870.* — *Terata mesodidyma von Salmo Salvelinus. Sitz.-Ber. Akad. Wiss., Wien 1873.* — **Oken,** *Kritik der Dissertation von Pander. Isis, Bd. II, p. 1529.* — **Oppel, Alb.,** *Vergleichung d. Entwicklungsgrades d. Organe zu verschiedenen Entwicklungszeiten bei Wirbeltieren, 1891.* — **Pander,** *Entwicklungsgesch. d. Küchels. Okens Isis, Bd. I, p. 512—524.* — *Beiträge zur Entwicklung d. Hühnchens im Ei. Würzburg 1817.* — **Patterson, Th.,** *Gastrulation in the pigeons egg. Journ. Morph., Vol. XX, 1909.* — **Perényi,** *Die Entstehung des Mesoderms. Mathem u. naturw. Ber. aus Ungarn, 1891.* — **Rabl, C.,** *Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb., Bd. XV, 1889; XIX, 1893.* — **Rauber,** *Formbildung u. Formstörung in d. Entwicklung von Wirbeltieren. Morph. Jahrb., Bd. VI, 1880.* — *Die erste Entwicklung d. Kaninchens. Sitz.-Ber. Naturf. Ges. Leipzig 1875.* — *Primitivrinne u. Urmund. Morph. Jahrb., Bd. II, 1876.* — *Über d. Stellung d. Hühnchens im Entwicklungsplan. Leipzig 1876.* — *Primitivstreifen u. Neurula d. Wirbeltiere. Leipzig 1877.* — *Die Lage d. Keimpforte. Zool. Anz. 1879.* — *Tier u. Pflanze. Zool. Anz. 1881.* — *Noch ein Blastoporus. Zool. Anz. 1883.* — *Die Theorien d. excessiven Monstra. Virchows Arch., Bd. LXXI, 1877; LXXIII u. LXXIV, 1878.* — *Gibt es Stockbildungen bei d. Vertebraten. Morph. Jahrb., Bd. V, 1879.* — *Formbildung u. Formstörung in d. Entwicklung von Wirbeltieren. Morph. Jahrb., Bd. V u. VI, 1879, 1880.* — **Ravn, E.,** *Über d. mesodermfreie Stelle in d. Keimscheibe d. Hühnerembryo. Arch. Anat. u. Phys. 1886.* — *Bemerkungen über d. mesodermfreie Zone in d. Keimscheibe d. Eidechsen. Anat. Anz., Bd. IV, 1889.* — **Robinson,** *Observations upon the development of the segmentation cavity, the archenteron, the germinal layers and the amnion in mammals. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S., Vol. XXXIII, 1892.* — **Robinson** *and* **Assheton,** *The formation and fate of the primitive streak with observations on the archenteron and germinal layers of Rana temporaria. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXXII, 1891.* — **Roethig, P.,** *Über d. Rückenrinne beim Ei d. Triton crist. Anat. Anz., Bd. XIX, 1901.* — **Romiti,** *De l'extrémité antérieure de la corde dorsale et de son rapport avec la poche hypophysaire ou de Rathke chez l'embryon du poulet. Arch. It. Biol., Tome VII.* — **Roux,** *Beiträge zur Entwicklungsmechanik d. Embryo. Zeitschr. Biol., Bd. XXI, 1885.* — *Über d. Lagerung d. Materials d. Medullarrohrs im gefurchten Froschei. Verh. Anat. Ges. 1888.* — *Über d. künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch d. Zerstörung einer d. beiden ersten Furchungskugeln. Virchows Arch., Bd. CXIV, 1888.* — **Rückert, J.,** *Zur Keimblattbildung bei Selachiern. München 1885.* — *Über d. Anlage d. mittleren Keimblattes u. d. erste Blutbildung bei Torpedo. Anat. Anz. 1887.* — *Weitere Beiträge zur Keimblattbildung bei Selachiern. Anat. Anz. 1889.* — *Die erste Entwicklung d. Eies d. Elasmobranchier. Festschr. z. 70. Geburtst. von C. v. Kupffer, 1899.* — **Samassa, P.,** *Studien über d. Einfluß d. Dotters auf d. Gastrulation u. d. Bildung d primären Keimblätter d. Wirbeltiere. Arch. Entwickl.-Mech., Bd. II, III, VII, 1895, 1896, 1898.* — **Sarasin, P. u. Fr.,** *Zur Entwicklungsgesch. u. Anat. d. ceylonesischen Blindwühle. Wiesbaden 1887 u. 1889.* — **Schauinsland, H.,** *Beiträge zur Biologie u. Entwicklung d. Hatteria usw. Anat. Anz., Bd. XV, 1889.* — *Erneute Untersuchungen über d. ersten Entwicklungsvorgänge am Vogelei. Verhandl. Ges. deutscher Naturf. u. Ärzte zu Bremen. Leipzig 1891.* — **Schultze, O.,** *Zur ersten Entwickl. d. braunen Grasfrosches. Gratulationsschr. für v. Kölliker. Leipzig 1887.* — *Die Entwickl. d. Keimblätter u. d. Chorda von Rana f. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XLVII, 1888.* — *Über d. Entwicklung d. Medullarplatte d. Froscheies. Verh. Physik.-med. Ges. Wü*

burg, Bd. XXIII, 1890. — **Schwink, F.,** *Über d. Entwicklung d. mittleren Keimblattes u. d. Chorda d. Amphibien. München 1889.* — **Scott, W. B. u. Osborn, H. F.,** *On some points in the early development of the common newt. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XIX, 1879.* — **Selenka, E.,** *Studien über Entwicklungsgeschichte d. Tiere. Wiesbaden.* — *Keimblätter u. Primitivorgane d. Maus. Wiesbaden 1883.* — *Die Blätterumkehrung im Ei d. Nagetiere. Wiesbaden 1884.* — **de Selys-Longchamps,** *Gastrulation et formation des feuillets chez Petromyzon Planeri. Arch. Biol., Tome XXV, 1910.* — **Semon, R.,** *Die Furchung u. Entwicklung d. Keimblätter bei Ceratodus. Denkschr. Med.-Nat. Ges. Jena, Bd. IV, 1901.* — **Sobotta, J.,** *Die Gastrulation von Amia calva. Verh. Anat. Ges. 1896.* — *Beobachtungen über d. Gastrulationsvorgang beim Amphioxus. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F., Bd. XXXI, 1897.* — **Solger,** *Studien zur Entwicklungsgesch. d. Cöloms u. d. Cölomepithels d. Amphibien. Morphol. Jahrb., Bd. X, 1885.* — **Graf F. Spee,** *Beitrag zur Entwicklungsgesch. der früheren Stadien d. Meerschweinchens usw. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1883.* — *Über d. Entwicklungsvorgänge vom Knoten aus in Säugetierkeimscheiben. Anat. Anz. 1888.* — *Beobachtungen an einer menschlichen Keimscheibe mit offener Medullarrinne u. Canalis neurent. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1889.* — **Spencer, W.,** *On the fate of the blastopore in Rana temporaria. Zool. Anz. 1885.* — *Some notes on the early development of the Rana temp. Quart. Journ. Micr. Sc. 1885. Supplement.* — **Strahl, H.,** *Über d. Entwicklung des Canalis myeloenter. u. der Allantois der Eidechse. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1881.* — *Beiträge zur Entwicklung von Lacerta agilis. Ebenda, 1882.* — *Beiträge zur Entwicklung der Reptilien. Ebenda, 1883.* — *Über Canalis neurenter. u. Allantois bei Lacerta viridis. Ebenda, 1883.* — *Über Entwicklungsvorgänge am Vorderende des Embryo von Lacerta agilis. Ebenda, 1884.* — *Über Wachstumsvorgänge an Embryonen von Lacerta agilis. Abh. Senckenberg. naturf. Gesellsch. 1884.* — **Swaen, A.,** *Étude sur le développement des feuillets et des premiers ilots sanguins dans le blastoderme de la Torpille. Extraits Bull. Acad. de Belg., 3. Sér., Tome IX, 1885.* — *Études sur le développement de la Torpille. Arch. Biol. 1886, Tome VII.* — **Virchow, H.,** *Über das Dottersyncytium u. d. Keimhautrand der Salmoniden. Verh. Anat. Ges. 1894.* — *Über den Keimhautrand der Salmoniden. Verh. Anat. Ges. 1895.* — *Dottersyncytium-, Keimhautrand- u. Konkreszenzlehre. Merkel-Bonnets Ergebnisse, Bd. XVII, 1897.* — *Über Oberflächenbilder von Selachierkeimen u. Mesodermursprungszone. Verh. Anat. Ges. 1898.* — **Voeltzkow, A.,** *Beiträge zur Entwicklungsgesch. d. Reptilien. Abh. Senckenberg. naturf. Ges., Bd. XXVI, 1901.* — **Waldeyer,** *Bemerkungen über d. Keimblätter u. d. Primitivstreifen bei d. Entwickl. d. Hühnerembryo. Zeitschr. rationelle Medizin 1869.* — *Die neueren Forschungen im Gebiet d. Keimblattlehre. Berliner klin. Wochenschr. 1885.* — **Wenkebach,** *Der Gastrulationsprozeß bei Lacerta agilis. Anat. Anz. 1891.* — **Weysse, A. W.,** *On the blastodermic vesicle of Sus scrofa domesticus. Cambridge 1894.* — **Will, L.,** *Über d. Verhältnisse d. Urdarms u. d. Canalis neurent. bei d. Ringelnatter. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin, M.-phys. Kl., 1898 u. Biol. Centralbl., Bd. XIX, 1899.* — *Bericht über Studien zur Entwicklungsgesch. von Platydactylus maur. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin 1889.* — *Zur Entwicklungsgesch. des Geckos. Biol. Centralbl., Bd. X, 1891.* — *Zur Frage nach d. Entstehung d. gastralen Mesoderms bei Reptilien. Anat. Anz. 1893.* — *Über d. Gastrulation von Cistudo u. Chelonia. Anat. Anz. 1893.* — *Beiträge zur Entwicklungsgesch. d. Reptilien. Zool. Jahrb., Bd. VI, 1893; Bd. IX, 1895.* — *Die neuesten Arbeiten über d. Keimblattbildung der Amnioten. Zool. Centralbl. 1894.* — **Wilson, E. B.,** *Amphioxus and the mosaiktheory of development. Journ. Morph., Vol. VIII, 1893.* — **Wilson, H. V.,** *Formation of the blastopore in the frog egg. Anat. Anz. 1900.* — *Closure of blastopore in the normally placed frog egg. Anat. Anz. 1901.* — *The embryology of the Sea Bass (Serranus atrarius). Bull. United States Fish Commission 1889. Washington 1891.* — **Wolff, Casp. Fr.,** *Über d. Bildung d. Darmkanals im bebrüteten Hühnchen. Übersetzt von Fr Meckel. Halle 1812.* — **Ziegler, H. E.,** *Die neueren Forschungen in der Embryologie der Ganoiden. Zool. Centralbl. 1900.* — *Beiträge zur Entwicklungsgesch. von Torpedo. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXIX, 1892.*

Literatur zu Kapitel X.

Afanasieff, *Über d. Entwicklung d. ersten Blutbahnen im Hühnerembryo. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., Bd. LIII, 1866.* — **Balfour,** *The development of the bloodvessels of the chick. Quart. Journ. Micr. Sc. 1873.* — **Brachet,** *Recherches sur l'origine de l'appareil vasculaire sanguin chez les Amphibiens. Arch. Biol., Tome XIX, 1903.* — **v. Davidoff,** *Über die Entstehung des Endocardepithels bei den Reptilien. Festschr. f. C. Gegenbaur. 1896.* — **Disse,** *Die Entstehung des Blutes u. der ersten Gefäße im Hühnerei. Arch. mikr. Anat., Bd. XVI, 1879.* — **Engel, C. S.,** *Die Blutkörperchen im bebrüteten Hühnerei. Arch. mikr. Anat., Bd. XLIV, 1895.* — **Gasser,** *Der Parablast u. der Keimwall d. Vogelkeimscheibe. Sitz.-Ber. Naturw. Ges.*

Marburg 1883. — **Gensch,** *Die Blutbildung auf dem Dottersack bei Knochenfischen. Arch. mikr. Anat., Bd. XIX, 1881.* — *Das sekundäre Entoderm u. d. Blutbildung beim Ei der Knochenfische. Dissert., Königsberg 1882.* — **Hatschek,** *Über d. Schichtenbau von Amphioxus. Anat. Anz. 1888.* — **Hayem, G.,** *Du sang et de ses altérations organiques. Paris 1889.* — **His, W.,** *Der Keimwall des Hühnereies u. d. Entstehung d. parablastischen Zellen. Zeitschr. Anat. u. Entwickl., Anat. Abt., 1876.* — *Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast). Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1882.* — **Hoffmann, C. K,** *Über d. Entstehung d. endothelialen Anlage des Herzens u. d. Gefäße bei Hai-Embryonen. Anat. Anz. 1892.* — *Untersuchungen über d. Ursprung d. Blutes u. d. blutbereitenden Organe. Verh. Akad. Wetensch. te Amsterdam, Sect. 2, Deel 3.* — *Zur Entwicklungsgesch. d. Herzens u. d. Blutgefäße bei Selachiern. Morphol. Jahrb., Bd. XIX, 1893.* — **Klein,** *Das mittlere Keimblatt in seinen Beziehungen zur Entwicklung der ersten Blutgefäße u. Blutkörperchen im Hühnerembryo. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, Bd. LXIII, 1871.* — **Kölliker, A.,** *Über die Nichtexistenz eines embryonalen Bindegewebskeims (Parablast). Sitz.-Ber. Phys.-med. Ges. Würzburg 1884.* — *Kollmanns Akroblast. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XLI.* — *Die embryonalen Keimblätter u. d. Gewebe. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XL.* — **Kollmann, J.,** *Der Randwulst u. d. Ursprung d. Stützsubstanz. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1884.* — *Ein Nachwort. Ebenda, 1884.* — *Der Mesoblast u. d. Entwicklung d. Gewebe bei Wirbeltieren. Biol. Centralbl., Bd. III, 1884.* — *Gemeinsame Entwicklungsbahnen der Wirbeltiere. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1885.* — **Kuborn,** *Du développement des vaisseaux et du sang dans le foie de l'embryon. Anat. Anz. 1890.* — **v. Kupffer,** *Über Laichen u. Entwicklung des Ostseeherings. Jahresber. Komm. f. wissensch. Unters. der deutschen Meere. 1878.* — **Ray Lankester,** *Connective and vasifactive tissues of the Leech. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XX, 1880.* — **Milnes Marshall** and **Bles,** *The development of the bloodvessels in the frog. Studies Biol. Laboratories Owens College, Vol. II, 1890.* — **Maurer,** *Die Entwicklung des Bindegewebes bei Siredon pisciformis. Morphol. Jahrb., Bd. XVIII, 1892.* — **Mayer, P.,** *Über d. Entwicklung d. Herzens u. d. großen Gefäßstämme bei d. Selachiern. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. VII.* — *Über d. ersten Stadien d. Gefäße bei d. Selachiern. Anat. Anz. 1894.* — **Minot, Ch. Sedg.,** *Zur Morphologie der Blutkörperchen. Anat. Anz. 1890.* — **Rabl, C.,** *Über d. Bildung d. Herzens d. Amphibien. Morphol. Jahrb., Bd. XII, 1886.* — *Theorie des Mesoderms. Ebenda, Bd. XV, 1889.* — **Ranvier, L.,** *Traité technique d'histologie. Deutsche Übers. 1888.* — **Rauber,** *Über d. Ursprung d. Blutes u. d. Bindesubstanz. Sitz.-Ber. Naturforsch. Ges. Leipzig 1877.* — **Rückert, J.,** *Über d. Ursprung d. Herzendothels. Anat. Anz. 1887.* — *Über d. Entstehung d. endothelialen Anlagen d. Herzens u. d. ersten Gefäßstämme bei Selachier-Embryonen. Biol. Centralbl., Bd. VIII, 1888.* — **Rückert u. Mollier,** *Die erste Entstehung d. Gefäße u. d. Blutes bei Wirbeltieren. Hertwigs Handb. vergl. u. exper. Entwicklungsl., Bd. I.* — **Schäfer,** *Monthly Micr. Journ., Vol. XI.* — **Schwink,** *Untersuchungen über d. Entwicklung d. Endothels u. d. Blutkörperchen d. Amphibien. Morphol. Jahrb., Bd. XVII, 1891.* — **Spuler, A.,** *Über d. intrazelluläre Entstehung roter Blutkörperchen. Arch. mikr. Anat., Bd. XL, 1892.* — **Strahl,** *Die Anlage des Gefäßsystems in der Keimscheibe von Lacerta ag. Sitz.-Ber. Naturw. Ges. Marburg 1883.* — *Die Dottersackwand u. der Parablast der Eidechsen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XLV, 1887.* — **Uskow,** *Die Blutgefäßkeime u. deren Entwicklung bei einem Hühnerei. Mém. Acad. Sc. Pétersbourg, Sér. VII, Tome XXXV.* — **Vialleton,** *Sur l'origine des germes vasculaires dans l'embryon du poulet. Anat. Anz. 1892.* — **Virchow, H.,** *Dottersyncytium, Keimhautrand u. Beziehungen zur Konkreszenzlehre. Merkel-Bonnets Ergebnisse, 1897.* — **Waldeyer,** *Archiblast u. Parablast. Arch. mikr. Anat., Bd. XXII, 1883.* — **Wenkebach,** *Beiträge zur Entwicklungsgesch. d. Knochenfische. Arch. mikr. Anat., Bd. XXVIII, 1886.* — **Ziegler,** *Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den Selachiern. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXII, 1888.* — *Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. mikr. Anat., Bd. XXX, 1887.* — *Die Entstehung des Blutes der Wirbeltiere. Sitz.-Ber. Naturf. Ges. Freiburg 1889.* — *Über die embryonale Anlage des Blutes bei den Wirbeltieren. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1892.*

Eine ausführliche Zusammenstellung der Literatur über Entwicklung von Blut und Gefäßen findet sich in: *Rückert u. Mollier, Hertwigs Handb. vergl. u. exper. Entwicklungsl., Bd. I.*

Literatur zu Kapitel XI u. XII.

Bensch, C., *Die Rückbildung des Dottersackes bei Lacerta ag. Anat. Hefte, 1893.* — **Charbonnel-Salle** et **Phisalix,** *De l'évolution postembryonnaire du sac vitellin chez les oiseaux. C.-R. Acad. Sc. Paris 1886.* — **Corning, H. C.,** *Über die erste Anlage der Allantois bei Reptilien. Morphol. Jahrb., Bd. XXIII, 1895.* — **Duval,**

M., *Études histologiques et morphologiques sur les annexes des embryons d'oiseau. Journ. Anat. et Phys. Paris, Tome XX, 1884.* — **Erdös,** *Entwicklung der Allantoishöhle bei den Eidechsen. Sitz.-Ber. Akad. Budapest 1884.* — **Gasser, E.,** *Beiträge zur Entwicklungsgesch. d. Allantois, d. Müllerschen Gänge u. d. Afters. 1874.* — **Giacomini, E.,** *Materiali per la storia dello sviluppo del Seps chalcides. Monit. Zool. Ital. 1891 u. Anat. Anz. 1891.* — *Contributo alla migliore conoscenza degli annessi fetali nei Rettili. Monit. Zool. Ital. II u. III, 1892 u. 1893.* — **Hirota, S.,** *Sero-amniotic connection and foetal membranes of the chick. Journ. micr. Soc. London 1894.* — **Hubrecht, A. A. W.,** *Die Phylogenese des Amnions u. d. Bedeutung des Trophoblasts. Verh. Akad. Amsterdam, II. Sect., 1895.* — **Janosik, J.,** *Zur Allantoisentwicklung bei Lacerta agilis. Anat. Anz. 1896.* — **Kopsch, Fr.,** *Die Entstehung d. Dottersackentoblast u. d. Furchung bei Belone acus. Intern. Monatsschr. Anat. u. Phys. 1901.* — **v. Kupffer, C.,** *Die Entstehung der Allantois u. d. Gastrula d. Wirbeltiere. Zool. Anz. 1879.* — **Mehnert, E.,** *Über Entwicklung, Bau u. Funktion des Amnion u. Amnionganges, nach Untersuchungen von Emys lut. taur. Morphol. Arb., Bd. IV, 1894.* — **Mitsukuri,** *On the foetal membranes of Chelonia. Journ. Coll. of Sc. Imp. Univ. Tokio, Japan, Vol. IV, 1890.* — **v. Perenyi, J.,** *Entwicklung des Amnion, Wolffschen Ganges u. der Allantois bei d. Reptilien. Zool. Anz. 1888.* — **Popoff, Demetr.,** *Die Dottersackgefäße des Huhnes. Wiesbaden 1894.* — **Pott, R. u. Preyer, W.,** *Über den Gaswechsel u. die chemischen Veränderungen des Hühnereies während der Bebrütung. Arch. ges. Phys. 1882.* — **Schauinsland,** *Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Wirbeltiere. Bibliotheca Zool. 1902.* — *Die Entwicklung der Eihäute der Reptilien u. der Vögel. Hertwigs Handb. vergl. u. exper. Entwicklungsl., Bd. I, 2. Abt., 1902.* — **Schenk, S. L.,** *Beiträge zur Lehre vom Amnion. Arch. mikr. Anat., Bd. VII, 1871.* — **Semon, R.,** *Über die Embryonalhüllen u. den Embryonalkreislauf der Amnioten. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1894.* — **Shore** and **Pickering,** *The proamnion and amnion in the chicks. Journ. Anat. and Phys. London 1889.* — **Strahl,** *Über die Entwicklung des Canalis myelo-entericus u. der Allantois der Eidechse. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1881.* — *Die Dottersackwand u. d. Parablast d. Eidechse. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XLV, 1887* — *Eihäute u. Placenta der Sauropsiden. Ergebn. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. I, 1891.* — *Über Dottersackreste bei Reptilien. Anat. Hefte, 1894.* — **Virchow, H.,** *Über das Epithel des Dottersackes im Hühnerei. Dissert., Berlin 1875.* — *Der Dottersack des Huhns. Internat. Beiträge wiss. Med., Bd. I, 1891.* — *Das Dotterorgan der Wirbeltiere. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LIII, Suppl., 1892 u. Arch. mikr. Anat., Bd. XL, 1893.*

Literatur zu Kapitel XIII.

van Beneden et **Julin, Ch.,** *Recherches sur la formation des annexes foetales chez les Mammifères. Arch. Biol., Tome V, 1884.* — **van Beneden,** *De la formation et de la constitution du placenta chez le murin. Acad. Méd. de Belgique, Sér. 3, Tome XV, 1888.* — **Bonnet, R.,** *Über die Eihäute der Wiederkäuer. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München, Bd. II, 1883.* — *Die Eihäute des Pferdes. Verh. Anat. Ges. Berlin, Bd. III, 1889.* — **Burckhard,** *Die Implantation des Eies der Maus in die Uterusschleimhaut u. d. Neubildung derselben zur Decidua. Arch. mikr. Anat., Bd. LVII, 1901.* — **Caldwell, H. W.,** *Eierlegen der Monotremen. Referat in Schwalbes Jahresber. 1886.* — *On the arrangement of the embryonic membranes in Marsupial animals. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXIV, 1884.* — **Creighton, Ch.,** *On the formation of the placenta in guinea pig. Journ. Anat. and Phys. London, Vol. XII u. XIII, 1878, 1879.* — **Duval, M.,** *Études sur l'embryologie des Cheiroptères. Journ. Anat. et Phys., Tome XXXI, XXXII.* — *Le placenta des rongeurs. Ebenda, Tome XXV—XXVII, 1889, 1890, 1891, 1892.* — *Le placenta des Carnassiers. Ebenda, Tome XXX, 1894.* — **Eschricht,** *De organis, quae nutritioni et respirationi foetus mammalium inserviunt. Hafniae 1837.* — **Fleischmann, A.,** *Der einheitliche Plan der Placentarbildung bei Nagetieren. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin 1892.* — *Embryologische Untersuchungen, Heft II, 1891, 1893.* — **Frommel, R.,** *Über die Entwicklung der Placenta von Myotus murinus. Wiesbaden 1888.* — **Godet,** *Recherches sur la structure intime du placenta du lapin. Dissert., Neuveville 1877.* — **Grosser, O.,** *Die Wege der fötalen Ernährung innerhalb der Säugetierreihe. Samml. anat. u. phys. Vorträge v. Gaupp u. Nagel, 1909.* — *Vergleichende Anatomie u. Entwicklungsgesch. der Eihäute u. der Placenta usw. Wien 1909.* — **Haacke, W.,** *Meine Entdeckung des Eierlegens der Echidna hystrix. Zool. Anz. 1884.* — **Heinricius, G.,** *Über die Entwicklung u. Struktur der Placenta beim Hunde. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXIII, 1889.* — *Über die Entwicklung u. Struktur der Placenta bei der Katze. Ebenda, Bd. XXXVII, 1891.* — **Hoffmann, C. K.,** *Über das Amnion des zweiblätterigen Keimes. Arch. mikr. Anat., Bd. XXIII, 1884.* — **Hubrecht, A. A. W.,** *Blattumkehr im Ei des Affen. Biol. Centralbl., Bd. XIX.* — *Die Keimblase von Tarsius. Festschr. für C.*

Gegenbaur. Leipzig 1896. — Die Phylogenese des Amnions u. d. Bedeutung des Trophoblasts. Amsterdam 1895. — Die Rolle des embryonalen Trophoblasts. Verh. Ges. deutsch. Naturf., Braunschweig 1897, Teil II. — The placentation of Erinaceus europaeus with remarks on the phylogeny of the placenta. Stud. Zool. Labor. Utrecht, Vol. I. — **Lieberkühn, N.,** *Der grüne Saum der Hundeplacenta. Arch. Anat. u. Phys. 1889.* — **Lüsebrink,** *Die erste Entwicklung der Zotten in der Hundeplacenta. Merkel-Bonnets Anat. Hefte, Bd. I, II, 1892.* — **Milne Edwards,** *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. Paris 1870.* — **Marchand,** *Beiträge zur Kenntnis der Placentarbildung. Schrift. Ges. ges. Naturw. Marburg, Bd. XIII, 1898.* — **Masius,** *De la génèse du placenta chez le lapin. Arch. Biol., Tome IX, 1889.* — **Masquelin et Swaen,** *Premières phases du développement du placenta maternel chez le lapin. Arch. Biol., Tome I, 1880.* — **Mauthner, Julius,** *Über den mütterlichen Kreislauf in der Kaninchenplacenta mit Rücksicht auf usw. Sitz.-Ber. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., Wien 1873.* — **Maximow, Alex.,** *Die ersten Entwicklungsstadien der Kaninchenplacenta. Arch. mikr. Anat., Bd. LVI, 1900.* — **Osborn, H. F.,** *Observations upon the foetal membranes of the Opossum and other Marsupials. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXIII, 1883. — The foetal membranes of the Marsupials. Journ. Morph. Bost., Vol. I, 1887.* — **Owen, R.,** *Description of an impregnated uterus and of the uterine ova of Echidna hystrix. Ann. and Mag. Nat. Hist. 1884.* — **Ravn,** *Über das Proamnion, besonders bei der Maus. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1895.* — **Selenka,** *Studien über Entwicklungsgesch. der Tiere. Das Opossum. 1887. — Blattumkehr im Ei der Affen. Biol. Centralbl., Bd. XVIII, 1898. — Über ein junges Entwicklungsstadium des Hylobates Rafflesii. Sitz.-Ber. Ges. Morph. u. Phys. München, Bd. XV, 1900.* — **Slavjansky,** *Die regressiven Veränderungen der Epithelialzellen in der serösen Hülle des Kanincheneies. Ber. Verh. Sächs. Ges. Wiss. Leipzig, Math.-phys. Kl., 1872.* — **Strahl, H.,** *Die Anlagerung des Eies an die Uteruswand. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1889, Suppl. — Zur vergleichenden Anatomie der Placenta. III. Der Bau der Hundeplacenta. IV. Die histologischen Veränderungen der Uterusepithelien in der Raubtierplacenta. Arch. Anat. u. Phys. 1890. — Untersuchungen über den Bau der Placenta. V. Die Placenta von Talpa europaea. Anat. Hefte, Bd. II, 1892. — Placenta u. Eihäute. Ergebn. Anat. u. Entwickl., 1892. — Neues über den Bau der Placenta. Ebenda, Bd. VI, 1896. — Die Embryonalhüllen der Säuger u. die Placenta. Hertwigs Handb. d. vergl. u. exper. Entwicklungsl., Bd. I, 1902.* — **Turner, Wm.,** *Lectures on the comparative anatomy of the placenta. Edinburgh 1876. — On the placentation of the apes with a comparison of the structure of their placenta with that of the human female. Philos. Trans. R. Soc. London, Vol. CLXIX, Part. I, 1878. — Some general observations on the placenta with especial reference to the theory of evolution. Journ. Anat. and Phys. London 1877.* — **Vernhout,** *Über die Placenta des Maulwurfs (Talpa europaea). Anat. Hefte, Bd. V, 1894.* — **Waldeyer, W.,** *Die Placenta von Inuus nemestrinus. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin 1889.*

Zahlreiche Literaturangaben über Eihäute der Säugetiere finden sich in: **Strahl,** *Die Embryonalhüllen der Säuger u. die Placenta. Hertwigs Handb. d. vergl. u. experim. Entwicklungsl.*

Literatur zu Kapitel XIV.

Ahlfeld, F., *Die Allantois des Menschen u. ihr Verhältnis zur Nabelschnur. Arch. Gyn., Bd. X. — Über d. Persistenz d. Dotterstranges in d. Nabelschnur. Arch. Gyn., Bd. IX, 1876. — Über d. Persistenz d. Dottergefäße, nebst Bemerkungen über d. Anatomie d. Dotterstranges. Arch. Gyn., Bd. XI, 1877. — Beschreibung eines sehr kleinen menschlichen Eies. Arch. Gyn., Bd. XIII, 1878.* — **Beigel, H. u. Loewe, L.,** *Beschreibung eines menschlichen Eichens aus d. 2. bis 3. Woche d. Schwangerschaft. Arch. Gyn., Bd. XII, 1877.* — **Beigel,** *Der drittkleinste bis jetzt bekannte menschliche Embryo. Arch. Gyn., Bd. XIII, 1878.* — **Braxton, Hicks,** *The anatomy of the human placenta. Obstetr. Trans., Vol. XIV, 1873.* — **Bonnet,** *Über Syncytien, Plasmodien u. Symplasma in d. Placenta d. Säugetiere u. d. Menschen. Monatsschr. f. Geb. u. Gyn., Bd. XVIII, 1903.* — **Braun, G.,** *Ein Abortivei aus dem 3. Schwangerschaftsmonat. Centralbl. f. Gyn., XIII, 1889.* — **Breus, K.,** *Über ein menschliches Ei aus der 2. Woche der Gravidität. Wiener med. Wochenschr. 1877.* — **Bryce, Teacher u. Kerr,** *Contributions to the study of the early development and imbedding of the human ovum. Glasgow 1908.* — **Bumm,** *Über die Entwicklung des mütterlichen Blutkreislaufs in der menschlichen Placenta. Arch. Gyn. 1893.* — **Chiarugi,** *Anatomie d'un embryon humain de la longueur de mm 2,6 en ligne droite. Arch. Ital. Biol., Tome VI, 1889.* — **Coste, M.,** *Histoire générale et particulière du développement des corps organisées. 1847—1859.* — **Dixon, A. Fr.,** *Demonstration of some early human*

Trans. Acad. Med. Ireland, Vol. XV, 1897. — **Ecker, A.,** *Icones Physiologicae. Leipzig 1852—59.* — *Beiträge zur Kenntnis der äußeren Form jüngster menschlicher Embryonen. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1880.* — **Ercolani, G. B.,** *Sulla unita del tipo anatomico della placenta nei mammiferi e nell' umana specie. Mem. Acad. Sc. Istit. di Bologna., Ser. 3, Vol. VII, 1877 und zahlreiche andere Schriften über Placentation in derselben Denkschrift aus den Jahren 1870, 1873—76, 1880, 1883.* — **Fol, H.,** *Description d'un embryon humain de cinq millimètres et six dixièmes. Recueil zool. Suisse, Tome I.* — **Frassi, L.,** *Über ein junges menschliches Ei in situ. Arch. mikr. Anat., Bd. LXX u. LXXI, 1907, 1908.* — **Goodsir, J.,** *Structure of the human placenta. Goodsir's anat.-path. Observ. Edinburgh 1845.* — **Gottschalk,** *Ein Uterus gravidus aus der 5. Woche, der Lebenden entnommen. Arch. Gyn., Bd. XXIX.* — *Weitere Studien über die Entwicklung der menschlichen Placenta. Ebenda, Bd. XL, 1891.* — **Grosser, O.,** *Vergl. Anat. u. Entwickl. d. Eihäute u. d. Placenta mit besonderer Berücksicht. d. Menschen. Lehrb. f. Stud. u. Ärzte, Wien 1909.* — **Hart, Berry and Gulland,** *On the structure of the human placenta with special reference to the origin of the decidua reflexa. Reports from the Laboratory of the Roy. Coll. of Physicians. Edinburgh 1892.* — **Heinz,** *Untersuchungen über d. Bau u. d. Entwickl. d. menschlichen Placenta. Arch. Gyn., Bd. XXXIII, 1888.* — **His, W.,** *Die Umschließung der menschlichen Frucht in den frühesten Zeiten der Schwangerschaft. Arch. Anat. u. Phys. 1897.* — *Zur Kritik jüngerer menschlicher Embryonen. Arch. Anat. u. Entwickl., Jahrg. 1880.* — *Anatomie menschlicher Embryonen. Leipzig 1880, 1882.* — **Hochstetter, F.,** *Bilder der äußeren Körperform menschlicher Embryonen aus den beiden ersten Monaten der Entwicklung. München 1907.* — **Hofmeier,** *Die menschliche Placenta. Wiesbaden 1890.* — **Johannsen, H.,** *Über das Chorionepithel des Menschen. Monatsschr. Geb. u. Gyn., Bd. V, 1897.* — **Kastschenko,** *Das menschliche Chorionepithel u. dessen Rolle bei der Histogenese der Placenta. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1885.* — **Keibel,** *Zur Entwicklungsgesch. d. menschl. Placenta. Anat. Anz., IV, 1889.* — **Klebs, E.,** *Zur vergl. Anat. d. Placenta. Arch. mikr. Anat., Bd XXXVI, 1891.* — **Kölliker, A.,** *Der W. Krausesche menschliche Embryo mit einer Allantois. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1882.* — **Köster, K.,** *Über die feinere Struktur der menschl. Nabelschnur. Dissert., Würzburg 1868.* — **Kollmann,** *Die menschl. Eier von 6 mm Größe. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1879.* — *Die Körperform menschl. normaler u. patholog. Embryonen. Ebenda, 1889, Suppl.-Bd.* — **Kossmann,** *Das Syncytium d. menschl. Placenta. Centralbl. f. Gyn., Bd. XVII.* — *Zur Syncytiumfrage. Verh. Deutsch. Ges. f. Geb. u. Gyn., 1899.* — *Zur Histologie der Chorionzotten des Menschen. Festschr. f. R. Leuckart, 1892.* — **Krause, W.,** *Über die Allantois des Menschen. Arch. Anat. u. Phys. 1875, 1876.* — *Über zwei frühzeitige menschl. Embryonen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XXXV, 1880.* — *Über die Allantois des Menschen. Ebenda, Bd. XXXVI, 1881.* — **Kundrat, H. u. Engelmann, G. J.,** *Untersuch. über die Uterusschleimhaut. Med. Jahrb., Wien 1873.* — **v. Kupffer,** *Decidua u. Ei des Menschen am Ende des 1. Monats. Münch. med. Wochenschr. 1888.* — **Langhans, Th.,** *Zur Kenntnis d. menschl. Placenta. Arch. Gyn., Bd. I, 1870.* — *Die Lösung d. mütterl. Eihäute. Ebenda, Bd. VIII, 1875.* — *Untersuch. über d. menschl. Placenta. Arch. Anat. u. Entwicklungsgesch., Jahrg. 1877.* — *Über die Zellschicht des menschl. Chorion. Festgabe f. J. Henle, 1888.* — *Syncytium u. Zellschicht. Beitr. zur Geb. u. Gyn., Bd. V, 1901.* — **Leopold, G.,** *Studien über die Uterusschleimhaut während der Menstruation, Schwangerschaft u. Wochenbett. Arch. Gyn., Bd. XI u. XII, 1877.* — *Die Uterusschleimhaut während der Schwangerschaft u. der Bau der Placenta. Ebenda, Bd. XI, 1877.* — *Über den Bau der Placenta. Ebenda, Bd. XXXV, 1889.* — *Uterus u. Kind von der 1. Woche der Schwangerschaft bis zum Beginn der Geburt u. der Aufbau der Placenta. Mit Atlas. Leipzig 1897.* — *Zur Anlage u. zum Bau der menschl. Placenta. Verh. Deutsch. Ges. f. Gyn., Verh. 8, Berlin.* — **Loewe, L.,** *In Sachen der Eihäute jüngster menschl. Eier. Arch. Gyn., Bd. XIV, 1879.* — **Mall, F.,** *A human embryo twenty-six days old. Journ. Morph., Vol. V, 1891.* — *A human embryo of the second week. Anat. Anz. 1893.* — **Merttens,** *Beiträge zur normalen u. pathol. Anatomie d. menschl. Placenta. Zeitschr. Geburtsh. u. Gyn., Bd. XXX, 1894.* — **Minot, Ch. S.,** *Uterus and embryo. I. Rabbit. II. Man. Journ. Morph., Vol. II, 1889.* — *A theory of the structure of the placenta. Anat. Anz. 1891.* — **Nitabuch, R.,** *Beiträge zur Kenntnis d. menschl. Placenta. Dissert., Bern 1887.* — **Opitz,** *Vergleich der Placentarbildung bei Meerschweinchen, Kaninchen u. Katze mit derjenigen beim Menschen. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gyn., Bd. XLI.* — **Paladino,** *Mehrere Aufsätze über Chorionzotten u. intervillöse Räume. Arch. Ital. Biol., Tome XXXI, XXXII, XXXIII.* — **Peters,** *Über die Einbettung des menschl. Eies u. das früheste bisher bekannte menschl. Placentationsstadium. Wien u. Leipzig 1899.* — **Phisalix,** *Étude d'un [...]vo humain de 10 millimètres. Arch. Zool. expér., Sér. II, Tome VI, 1888.* — **[...]ert,** *Beschreibung einer frühzeitigen menschl. Frucht im bläschenförmigen Bil-*

dungszustande usw. Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1873. — **Rohr,** *Die Beziehungen der mütterl. Gefäße zu den intervillösen Räumen. Arch. pathol. Anat., Bd. CXV, 1889.* — **Romiti, G.,** *Sur l'anatomie de l'utérus en gestation. Arch. Ital. Biol., Tome XV, 1891.* — *Über die Struktur der menschl. Placenta. Atti Acad. Fisiocritici Siena, Vol. III. Referat in Schwalbes Jahresber. 1879.* — **Ruge, C.,** *Über die menschl. Placentation. Zeitschr. Geb. u. Gyn., Bd. XXXIX, 1898.* — *Die Eihüllen des in der Geburt befindlichen Uterus. In* **Karl Schröder,** *Der schwangere und kreißende Uterus. Bonn 1886.* — **Schultze, B. S.,** *Die genetische Bedeutung der velamentalen Insertion des Nabelstranges. Jenaische Zeitschr. Naturw., Bd. III, 1867.* — *Das Nabelbläschen, ein konstantes Gebilde in der Nachgeburt des ausgetragenen Kindes. Leipzig 1861.* — *Über velamentale u. placentale Insertion der Nabelschnur. Arch. Gyn., Bd. XXX.* — **Selenka,** *Zur Entstehung der Placenta des Menschen. Biol. Centralbl., Bd. X, 1891.* — **Siegenbeek van Heukelom,** *Über die menschl. Placentation. Arch. Anat. u. Phys. 1898.* — **Graf v. Spee, F.,** *Beobachtungen an einer menschl. Keimscheibe mit offener Medullarrinne u. Canalis neurentericus. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1889.* — *Neue Beobachtungen über sehr frühe Entwicklungsstufen des menschl. Eies. Ebenda, 1896.* — *Vorgänge bei der Implantation des Meerschweincheneies in der Uteruswand. Verh. Anat. Ges. Berlin 1896.* — *Über die menschl. Eikammer u. Decidua reflexa. Verh. Anat. Ges. Kiel 1898.* — **Strahl, H.,** *Untersuch. über den Bau der Placenta. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1889.* — *Die menschl. Placenta. Ergebn. d. Anat. u. Entwickl., Bd. II, 1892.* — *Neues über den Bau der Placenta. Ebenda, Bd. VI, 1897. Daselbst auch ein ausführl. Verzeichnis über die neuere Literatur.* — **Thomson, Allen,** *Contributions to the history of the structure of the human ovum and embryo before the third week after conception etc. Edinburgh Med. Surg. Journ., Vol. LII, 1839.* — **Turner,** *Observations on the structure of the human placenta. Journ. Anat. and Phys., Vol. VII, 1873.* — *Some general observations on the placenta with especial reference to the theory of evolution. Journ. Anat. and Phys., Vol. XI, 1877.* — *On the placentation of the Apes with a comparison of the structure of their placenta with that of the human female. Philos. Trans. R. Soc. London, Vol. CLXIX, P. II, 1878.* — **Virchow,** *Gesammelte Abhandl. zur wissenschaftl. Medizin. Frankfurt a. M. 1856.* — **Waldeyer, W.,** *Über den Placentarkreislauf des Menschen. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin 1887.* — *Bemerkungen über den Bau der Menschen- und Affen-Placenta. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXV, 1890.* — **Walker, A.,** *Der Bau der Eihäute bei Graviditas abdominalis. Arch. pathol. Anat., Bd. CVII.* — **Winkler,** *Zur Kenntnis der menschlichen Placenta. Arch. Gyn., Bd. IV, 1872.*

Literatur zu Kapitel XV.

Afanassiew, *Weitere Untersuchungen über d. Bau u. d. Entwickl. der Thymus u. d. Winterschlafdrüse d. Säugetiere. Arch. mikr. Anat., Bd. XIV, 1877.* — **Antipa,** *Über die Beziehungen der Thymus zu den sogen. Kiemenspaltorganen bei Selachiern. Anat. Anz. 1892.* — **van Bemmelen,** *Die Visceraltaschen u. Aortenbogen bei Reptilien u. Vögeln. Zool. Anz. 1886.* — *Über die Supraperikardialkörper. Anat. Anz. 1889.* — *Die Halsgegend der Reptilien. Zool. Anz. 1887.* — **Bonnet,** *Über die Entwicklung der Allantois u. die Bildung des Afters bei den Wiederkäuern u. über die Bedeutung der Primitivrinne u. des Primitivstreifs bei den Embryonen der Säugetiere. Anat. Anz. 1888.* — **Born, G.,** *Über die Derivate der embryonalen Schlundbogen u. Schlundspalten bei Säugetieren. Arch. mikr. Anat., Bd. XXII, 1883.* — **Brachet,** *Recherches sur le développement du pancréas et du foie. Journ. Anat. et Phys. 1896.* — *Développement du diaphragme et du foie chez le lapin. Ibidem, 1895.* — *Die Entwicklung u. Histogenese der Leber u. des Pankreas. Ergebnisse Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. VI, 1897.* — **Braun,** *Entwicklungsvorgänge am Schwanzende bei Säugetieren. Arch. Anat. u. Phys. 1882.* — **Burckhardt, R.,** *Die Entwicklungsgesch. der Verknöcherungen des Integuments u. der Mundhöhle der Wirbeltiere in Hertwigs Handb. vergl. u. exper. Entwicklungsl., Bd. II 1, 1902.* — **Cadiat,** *Du développement des fentes et des arcs branchiaux chez l'embryon. Journ. Anat. et Phys. 1883.* — **Chievitz, J. G.,** *Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Speicheldrüsen. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1885.* — **Dohrn,** *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. Die Thyreoidea bei Petromyzon, Amphioxus u. Tunicaten.* — *Thyreoidea u. Hypobranchialrinne usw. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. VI, 1886; Bd. VII, 1887.* — **Dubois,** *Zur Morphologie des Larynx. Anat. Anz. 1886.* — **Endres,** *Beiträge zur Entwicklungsgesch. u. Anatomie d. Darmes, des Darmgekröses u. der Bauchspeicheldrüse. Arch. mikr. Anat., Bd. XL, 1892.* — **v. Erlanger,** *Über den Blastoporus der anuren Amphibien, sein Schicksal u. seine Beziehungen zum bleibenden After. Zool. Jahrb., Bd. IV, 1890.* — *Zur Blastoporusfrage bei den anuren Amphibien. Anat. Anz., Bd. VI, 1891.* — **Felix, W.,** *Zur Leber- u. Pankreasentwicklung. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1892.* — **Fischelis,** *Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgesch. der Gl. thyreoidea u. Gl. thymus.*

Anat., Bd. XXV, 1885. — **Fol,** *Über die Schleimdrüse oder den Endostyl der Tunicaten. Morph. Jahrb., Bd. I, 1875.* — **Gasser,** *Die Entstehung der Kloakenöffnung bei Hühnerembryonen. Arch. Anat. u. Entwicklungsgeschichte 1880.* — **Gegenbaur,** *Die Epiglottis. Leipzig 1892.* — **Giacomini,** *Sul canale neurenterico e sul canale anale nelle vesicole blastodermiche di coniglio. Torino 1888.* — **Göppert, E.,** *Die Entwicklung u. das spätere Verhalten des Pankreas der Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. XVII, 1891. — Die Entwicklung des Pankreas der Teleostier. Ebenda, Bd. XX, 1893. — Die erste Entwicklung des Mundes u. der Mundhöhle mit Drüsen u. Zunge; die Entwicklung der Schwimmblase, der Lunge u. des Kehlkopfes bei den Wirbeltieren. Hertwigs Handb. vergl. u. exper. Entwicklungsl., Bd. II, Abt. 1, 1902.* — **Götte,** *Beiträge zur Entwicklungsgesch. des Darmkanals im Hühnchen. Tübingen 1867. — Abhandl. zur Entwicklungsgesch. der Tiere. Heft 5, 1890.* — **Graberg,** *Beiträge zur Genese des Geschmacksorgans des Menschen. Morph. Arb., Bd. VIII, 1898.* — **Hamburger,** *Zur Entwicklung der Bauchspeicheldrüse des Menschen. Anat. Anz. 1892.* — **Hannover,** *Über die Entwicklung u. den Bau des Säugetierzahns. Nova acta acad. Caes. Leop., Bd. XXV, 1856.* — **Hermann, F.,** *Beitrag sur Entwicklungsgesch. des Geschmacksorgans beim Kaninchen. Arch. mikr. Anat., Bd. XXIV, 1884.* — **Hertwig, Oscar,** *Über Bau u. Entwicklung der Placoidschuppen u. der Zähne der Selachier. Jen. Zeitschr., Bd. VIII, 1874. — Über das Zahnsystem der Amphibien u. seine Bedeutung für die Genese des Skeletts der Mundhöhle. Arch. mikr. Anat., Bd. XI, 1874, Supplem. — Urmund u. Spina bifida. Ebenda, Bd. XXXIX, 1892.* — **Hintze,** *Über die Entwicklung der Zungenpapillen beim Menschen. Dissert., Straßburg 1890.* — **His, W.,** *Mitteilungen zur Embryologie der Säugetiere u. des Menschen. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1881. — Über den Sinus praecervicalis u. über die Thymusanlage. Ebenda, 1886. — Zur Bildungsgeschichte der Lungen beim menschl. Embryo. Ebenda, 1887. — Schlundspalten u. Thymusanlagen. Ebenda, 1889. — Der Tractus thyreoglossus u. seine Beziehungen zum Zungenbein. Ebenda, 1891.* — **Jacoby, M.,** *Studien zur Entwicklungsgesch. d. Halsorgane d. Säugetiere u. des Menschen. Dissert., Berlin 1895. — Über die mediane Schilddrüsenanlage bei Säugern. Anat. Anz. 1895.* — **Kadyi, H.,** *Über akzessorische Schilddrüsenläppchen in der Zungenbeingegend. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1879.* — **Kastschenko,** *Das Schicksal der embryonalen Schlundspalten bei Säugetieren. Arch. mikr. Anat., Bd. XXX, 1887. — Das Schlundspaltengebiet des Hühnchens. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1887.* — **Keibel,** *Die Entwicklungsvorgänge am hinteren Ende des Meerschweinchenembryo. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1888. — Über den Schwanz des menschl. Embryo. Ebenda, 1891. — Zur Entwicklungsgesch. u. vergleich. Anatomie der Nase u. des oberen Mundrandes bei Vertebraten. Anat. Anz. 1893.* — **Klaatsch,** *Zur Morphologie der Mesenterialbildungen am Darmkanal der Wirbeltiere. Morph. Jahrb., Bd. XVIII, 1892.* — **v. Kölliker,** *Die Entwicklung des Zahnsäckchens der Wiederkäuer. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XII, 1863.* — **Kollmann, J.,** *Entwicklung der Milch- u. Ersatzzähne beim Menschen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XX, 1870.* — **Kupffer, C.,** *Über den Canalis neurentericus der Wirbeltiere. Sitz.-Ber. Ges. Morph. u. Phys. München, 1887.* — **Laguesse,** *Recherches sur le développement de la rate chez les poissons. Journ. Anat. et Phys., Tome XXVI, 1890. — Structure et développement du pancréas d'après les travaux récents. Ebenda, Tome XXX.* — **Liessner,** *Ein Beitrag zur Kenntnis der Kiemenspalten u. ihrer Anlagen bei amnioten Wirbeltieren. Morph. Jahrb., Bd. XIII, 1888.* — **Mall, Fr.,** *Entwicklung der Branchialbogen u. Spalten des Hühnchens. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1887. — The branchial clefts of the dog, with special reference to the origin of the thymus gland. Studies Biol. Lab. John Hopkins Univ., Vol. IV.* — **Maurer,** *Schilddrüse u. Thymus der Teleostier. Morph. Jahrb., Bd. XI, 1886. — Die erste Anlage der Milz u. das erste Auftreten von lymphatischen Zellen bei Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. XVI, 1890. — Die Entwicklung des Darmsystems in Hertwigs Handb. vergl. u. exper. Entwicklungsl., Bd. II, Abt. 1, 1902.* — **Merten,** *Historisches über die Entdeckung der Glandula suprahyoidea. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1879.* — **de Meuron, Pierre,** *Recherches sur le développement du thymus et de la glande thyroide. Dissert., Genève 1886.* — **Müller, Joh.,** *Über den Ursprung der Netze u. ihr Verhältnis zum Peritonealsacke beim Menschen, aus anatomischen Untersuchungen an Embryonen. Arch. Anat. u. Phys. 1830.* — **Müller, W.,** *Über die Entwicklung der Schilddrüse. Jen. Zeitschr., Bd. VI, 1871. — Die Hypobranchialrinne der Tunicaten. Ebenda, Bd. VII, 1872.* — **Ostroumoff,** *Über den Blastoporus u. den Schwanzdarm bei Eidechsen u. Selachiern. Zool. Anz. 1889.* — **Owen, R.,** *Odontography. London 1840—1845.* — **Patzelt,** *Über die Entwicklung der Dickdarmschleimhaut. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, Bd. LXXXVI, 1883.* — **Perenyi,** *Blastoporus bei den Fröschen. Ber. Akad. Wiss. Budapest, Bd. V.* — **Piersol,** *Über die Entwicklung der embryonalen Schlundspalten u. ihrer Derivate. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XLVII, 1888.* — **Prenant,** *Annotations sur le développement du tube digestif chez les*

mammifères. Journ. Anat. et Phys. 1891. — Contribution à l'étude du développement organique et histologique du thymus, de la glande thyroide et de la glande carotidienne. La cellule, Tome X. — **Rabl, K.,** *Über das Gebiet des Nervus facialis. Anat. Anz. 1887. — Zur Bildungsgeschichte des Halses. Prager med. Wochenschr. 1886 u. 1887.* — **Retterer,** *Origine et évolution des amygdales chez les mammifères. Journ. Anat. et Phys., XXIV. — Sur l'origine des follicules clos du tube digestif. Verh. Anat. Ges. Basel 1895.* — **Robin** et **Magitot,** *Journ phys., Tome III et IV, 1860, 1861.* — **Röse,** *Über die Entwicklung der Zähne des Menschen. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXVIII, 1891. — Über die Zahnentwicklung der Krokodile. Verh. Anat. Ges. 1892.* — **Schanz,** *Das Schicksal des Blastoporus bei den Amphibien. Jen. Zeitschr. Naturw., Bd. XXI.* — **Schwarz, D.,** *Untersuchungen des Schwanzendes bei den Embryonen der Wirbeltiere. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XLVIII.* — **Seessel,** *Zur Entwicklungsgeschichte des Vorderdarms. Arch. Anat. u. Entwickl. 1877.* — **Graf Spee,** *Über die ersten Vorgänge der Ablagerung des Zahnschmelzes. Anat. Anz. 1887.* — **Stieda,** *Einiges über Bau u. Entwicklung der Säugetierlungen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XXX, Supplem. — Untersuchungen über die Entwicklung der Glandula thymus, Gl. thyreoidea u. Gl. carotica. Leipzig 1881.* — **Stöhr,** *Die Entwicklung des adenoiden Gewebes, der Zungenbälge u. der Mandeln des Menschen. Festschr. z. Doktorjub. v. Nägeli u. v. Kölliker. 1891. — Die Entwicklung von Leber u. Pankreas der Forelle. Anat. Anz. 1893. — Über die Entwickl. der Lymphknötchen des Darms. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXIII, 1889. — Über die Entwicklung der Darmlymphknötchen u. über die Rückbildung von Darmdrüsen. Arch. mikr. Anat., Bd. LI, 1898.* — **Stoß, Ant,** *Untersuchungen über die Entwicklung der Verdauungsorgane, vorgenommen an Schafsembryonen. Dissert., 1892.* — **Strahl, H.,** *Zur Bildung der Kloake des Kaninchenembryo. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1886.* — **Swaen,** *Recherches sur le développement du foie, du tube digestif, de l'arrière cavité du péritoine et du mésentère. Journ. Anat. et Phys. 1896, 1897.* — **Toldt u. Zuckerkandl,** *Über die Form- u. Texturveränderungen der menschl. Leber während des Wachstums. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien., math.-nat. Kl., Bd. LXXII, 1875.* — **Toldt, C.,** *Bau- u. Wachstumsveränderungen der Gekröse des menschl. Darmkanals. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., 1879. — Die Entwicklung u. Ausbildung der Drüsen des Magens. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, III. Abt., Bd. LXXXII, 1880. — Die Darmgekröse u. Netze. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Bd. LVI. 1889.* — **Thomes, Charl.,** *Manual of dental anatomy human and comparative. Übersetzt von Holländer. Berlin 1877.* — **Uskow, N.,** *Bemerkungen zur Entwicklungsgesch. der Leber u. der Lungen. Arch. mikr. Anat., Bd. XXII, 1883.* — **Virchow, H.,** *Das Dotterorgan der Wirbeltiere. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LIII.* — **Waldeyer,** *Bau u. Entwicklung der Zähne. Strickers Handb. d. Gewebe. Leipzig 1871. — Untersuchungen über die Entwicklung der Zähne. Danzig 1864.* — **Wilder,** *Studies in the phylogenesis of the larynx. Anat. Anz. 1892.* — **Wlassow,** *Zur Entwicklung des Pankreas beim Schwein. Morph. Arb., Bd. IV.* — **Wölfler, A.,** *Über die Entwicklung u. den Bau der Schilddrüse. Berlin 1880.* — **Wolff, Casp. Friedr.,** *Über die Bildung des Darmkanals im bebrüteten Hühnchen. Übersetzt von Fr. Meckel. Halle 1812.* — **Ziegler, Fr.,** *Zur Kenntnis der Oberflächenbilder der Ranaembryonen. Anat. Anz. 1882.*

Literatur zu Kapitel XVI.

1. Entwicklung der Muskulatur.

Ahlborn, *Über die Segmentation des Wirbeltierkörpers. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XL, 1884.* — **Chiarugi,** *Sur les myotomes et sur les nerfs de la tête postérieure et de la région proximale du tronc dans les embryons des Amphibies anoures. Arch. Ital. Biol., Tome XV, 1891.* — **Dohrn,** *Neue Grundlagen zur Beurteilung der Metamerie des Kopfes. Mitteil. Zool. Stat. Neapel, Bd. IX, 1890.* — **Froriep, A.,** *Entwicklungsgesch. des Kopfes. Ergebnisse Anat. u. Entwickl. 1892 u. 1894.* — **Grenacher,** *Muskulatur der Cyclostomen u. Leptocardier. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XVII.* — **Hatschek,** *Die Metamerie des Amphioxus u. des Ammocoetes. Verh. Anat. Ges. 1892.* — **Hertwig, Osc.,** *Über die Muskulatur der Cölenteraten. Sitz.-Ber. Ges. Med. u. Nat. Jena 1879.* — **Hoffmann,** *Zur Entwicklungsgesch. des Selachierkopfes. Anat. Anz. 1894.* — **Killian,** *Zur Metamerie des Selachierkopfes. Verh. Anat. Ges. 1891.* — **Kästner,** *Über die Bildung von animalen Muskelfasern aus dem Urwirbel. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1890, Suppl.* — **Kollmann,** *Die Rumpfsegmente menschl. Embryonen von 13—35 Urwirbeln. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1891.* — **Marshall, A. M.,** *On the head cavities and associated nerves of Elasmobranchs. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S., Vol. XXI, 1881.* — **Maurer,** *Die Elemente der Rumpfmuskulatur bei Cyclostomen u. höheren Wirbeltieren. Morph. Jahrb., Bd. XXI, 1894.* — **Oppel,** *Über Vorderkopfsomiten u. die Kopfhöhle von Anguis frag. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXVI,*

1890. — **Platt, Julia B.,** *The anterior head cavities of Acanthias. Zool. Anz., Bd. XIII,* 1890. — *Contribution to the morphology of the vertebrate head. Journ. Morph., Vol. V,* 1891 *u. Anat. Anz.* 1891. — **Rabl, C.,** *Über die Metamerie des Wirbeltierkopfes. Verh. Anat. Ges.* 1892. — **Schneider, A.,** *Beiträge zur vergleich. Anatomie u. Entwicklungsgesch. der Wirbeltiere. Berlin* 1879. — *Zur frühesten Entwicklung, besonders der Muskeln der Elasmobranchier. Zool. Beitr., Bd. II,* 1890. — **Sedgwick,** *On the origin of metamerie segmentation and some other morphological questions. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXIV,* 1884. — **Wijhe,** *Über die Mesodermsegmente u. die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verhandel. Akad. Wetenschappen Amsterdam* 1883. — *Über Somiten u. Nerven im Kopfe von Vogel- u. Reptilienembryonen. Zool. Anz., IX,* 1886. — *Über die Kopfsegmente u. die Phylogenie d. Geruchsorgans der Wirbeltiere. Ebenda, IX,* 1886. — **Zimmermann,** *Über die Metamerie d. Wirbeltierkopfes. Verh. Anat. Ges.* 1891.

2. Entwicklung des Urogenitalsystems.

Aichel, Otto, *Vergleich. Entwicklungsgesch. u. Stammesgesch. der Nebennieren. Arch. mikr. Anat., Bd. LVI,* 1900. — *Vorläufige Mitteil. über die Nebennierenentwickl. der Säuger usw. Anat. Anz.* 1900. — **Balbiani,** *Leçons sur la génération des vertébrés. Paris* 1879. — **Balfour,** *On the origin and history of the urogenital organs of vertebrates. Journ. Anat. and Phys., Vol. X,* 1876. — *On the structure and development of the vertebrate ovary. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XVIII,* 1878. — *Über die Entwicklung u. die Morphologie der Suprarenalkörper. Biol. Centralbl.* 1881. — **Balfour** and **Sedgwick, Ad.,** *On the existence of a head-kidney in the embryo chick. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S., Vol. XIX,* 1879. — **Beard, J.,** *The origin of the segmental duct in Elasmobranchs. Anat. Anz.* 1887. — *The morphological continuity of germ cells in Raja batis. Anat. Anz.* 1900. — **van Beneden,** *Contribution à la connaissance de l'ovaire des mammifères. Arch. Biol., Vol. I,* 1880. — **Boveri,** *Ueber die Bildungsstätte der Geschlechtsdrüsen u. die Entstehung der Genitalkammern beim Amphioxus. Anat. Anz.* 1892. — *Die Nierenkanälchen des Amphioxus. Zool. Jahrb., Bd. V,* 1892. — **Born,** *Über die Entwicklung des Eierstocks des Pferdes. Arch. Anat. u. Phys.* 1874. — *Entwicklung der Ableitungswege des Urogenitalapparates u. des Dammes bei Säugetieren. Ergebn. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. III,* 1893. — **Bornhaupt, T.,** *Untersuchungen über die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Dissert., Dorpat* 1867. — **Bramann, F.,** *Beitrag zur Lehre von dem Descensus testiculorum usw. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt.,* 1884. — **Braun,** *Bau u. Entwicklung der Nebennieren bei Reptilien. Arb. zool.-zootom. Inst. Würzburg, Bd. V,* 1879. — *Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. Ebenda, Bd. IV,* 1877. — **Brook, G.,** *Note on the epiblastic origin of the segmental duct in Teleostean fishes and in birds. Proceedings Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XIV,* 1888. — **v. Brunn, A.,** *Ein Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues u. der Entwickl. der Nebennieren. Arch. mikr. Anat., Bd. VIII,* 1872. — **Burger, H.,** *De ontwikkeling van de Müllersche Gang bij de eend en de bergeend. Tijdschr. Ned. Dierk. Vereen., IV,* 3. — **Bühler,** *Entwicklungsstadien menschl. Corpora lutea. Verh. Anat. Ges.* 1900. — **Cadiat,** *Mémoire sur l'utérus et les trompes. Journ. Anat. et Phys.* 1884. — *Du développement du canal de l'urèthre et des organes génitaux de l'embryon. Ebenda,* 1884. — **Clarke, S. P.,** *The early development of the Wolffian body in Amblystoma punctatum. Stud. Biol. Labor. John's Hopk. Univ., Vol. II.* — **Dansky** u. **Kostenitsch,** *Über die Entwickl. d. Keimblätter u. des Wolffschen Ganges im Hühnerei. Mém. Acad. Sc. Pétersbourg, Sér. VII, Tome XXVII,* 1880. — **Dohrn,** *Über die Gartnerschen Kanäle beim Weibe. Arch. Gyn., Bd. XXI,* 1883. — **Emery, C.,** *Recherches embryologiques sur le rein des mammifères. Arch. Ital. Biol., Tome IV,* 1883. — **Egly,** *Beiträge zur Anatomie u. Entwicklungsgesch der Geschlechtsorgane. Dissert., Basel* 1876. — **Felix, W.,** *Die erste Anlage des Exkretionssystems des Hühnchens. Zürich* 1891. — *Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Salmoniden. Anat. Hefte, Bd. VIII,* 1897. — **Felix** u. **Bühler,** *Die Entwicklung der Harn- u. Geschlechtsorgane. Handb. d. vergl. u. exper. Entwicklungsl., Bd. III, Abt. I,* 1905. — **Field,** *The development of the pronephros and segmental duct in Amphibia. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College, Vol. XXI,* 1889. — **Flemming, W.,** *Die ektoblastische Anlage des Urogenitalsystems beim Kaninchen. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt.,* 1886. — **Foulis,** *The development of the ova. Transact. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XXVII.* — **Fürbringer, M.,** *Zur vergleich. Anatomie u. Entwicklungsgesch. der Exkretionsorgane der Vertebraten. Morph. Jahrb., Bd. IV,* 1878. — **Frankl, Osc.,** *Beiträge zur Lehre vom Descensus testiculorum. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl.,* 1900. — **Gasser,** *Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Allantois, der Müllerschen Gänge u. des Afters. Habilitationsschr.,* 1874. — *Beobachtungen über die Entstehung des Wolffschen Ganges bei Embryonen von Hühnern u. Gänsen. Arch. mikr. Anat., Bd. XIV,* 1877. — *Embryonalreste am männlichen Genitalapparat. Sitz.-Ber.*

Naturf. Ges. Marburg 1882. — *Einige Entwicklungszustände der männlichen Sexualorgane beim Menschen. Ebenda, 1884.* — *Zur Entwicklung von Alytes obstetricans. Ebenda, 1882.* — **Gerhardt, U.,** *Zur Entwicklung der bleibenden Niere. Arch. mikr. Anat., Bd. LVII, 1901.* — **Gottschau, M.,** *Struktur u. embryonale Entwicklung der Nebennieren bei Säugetieren. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1883.* — **Gregory, E. R.,** *Observations on the development of the excretory system in turtles. Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog., Vol. XIII, 1900.* — **Haddon,** *Suggestion respecting the epiblastic origin of the segmental duct. Scientific Proceed. Roy. Dublin Soc., N. S., Vol. V.* — **Hamburger, O.,** *Über d. Entwickl. d. Säugetierniere. Arch. Anat. u. Phys., Suppl., 1890.* — **Harz, N.,** *Beiträge zur Histologie des Ovariums der Säugetiere. Arch. mikr. Anat., Bd. XXII, 1883.* — **Hatta, S.,** *Contributions to the morphology of cyclostomata; On the development of pronephros and segmental duct in Petromyzon. Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokio, Vol. XIII, 1900.* — **Hengge,** *Über den distalen Teil der Wolffschen Gänge beim Weibe. Dissert., München 1900.* — **Hensen,** *Beobachtungen über die Befruchtung u. Entwickl. d. Meerschweinchens u. Kaninchens. Arch. Anat. u. Phys. 1875.* — **Hoffmann, C. K.,** *Zur Entwicklungsgesch. der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XLIV, 1886.* — *Étude sur le développement de l'appareil uro-génital des oiseaux. Verhandel. Acad. van Wetenschappen, Amsterdam 1892.* — *Zur Entwicklungsgesch. der Urogenitalorgane bei den Reptilien. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XLVIII, 1889.* — **Huber, G. C.,** *On the development and shape of uriniferous tubules of certain of the higher mammals. Amer. Journ. Anat., Vol. IV, Suppl., 1905.* — **Janosik,** *Histologisch-embryologische Untersuchungen über das Urogenitalsystem. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Bd. XCI, 1885.* — *Bemerkungen über d. Entwickl. d. Nebenniere. Arch. mikr. Anat., Bd. XXII, 1883.* — **Kaestner,** *Über d. allgemeine Entwickl. der Rumpf- u. Schwanzmuskulatur bei Wirbeltieren usw. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1892.* — **Kapff,** *Untersuchungen über das Ovarium u. dessen Beziehungen zum Peritoneum. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1872.* — **Keibel,** *Über die Harnblase u. die Allantois des Meerschweinchens usw. Anat. Anz. 1893.* — **Kocks,** *Über die Gartnerschen Gänge beim Weibe. Arch. Gyn., Bd. XX, 1882.* — **Kohn, A.,** *Die Nebenniere der Selachier usw. Arch. mikr. Anat., Bd. LIII, 1898.* — *Das chromaffine Gewebe. Ergebn. Anat. u. Entw., Bd. XII, 1903.* — **Kollmann,** *Über die Verbindung zwischen Cölom u. Nephridium. Baseler Festschr. zum Univ.-Jub. Würzburg. Basel 1882.* — **Kupffer,** *Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- u. Geschlechtssystems. Arch. mikr. Anat., Bd. I u. II, 1865, 1866.* — **Laguesse, E.,** *Sur le développement du mesenchyme et du pronéphros chez les Sélaciens. Compt. Rend. Soc. de Biol., Sér. IX, Tome III, 1891.* — **Mac Leod, M. J.,** *Contributions à l'étude de la structure de l'ovaire des mammifères. Arch. Biol., Tome I u. II, 1880, 1881.* — **Marchand,** *Über akzessorische Nebennieren im Ligamentum latum. Arch. path. Anat., Bd. XCII, Berlin 1883.* — **Martin,** *Über die Anlage der Urniere beim Kaninchen. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1888.* — **Meyer,** *Die Entwicklung der Urniere beim Menschen. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXVI, 1890.* — **v. Mihálkovics, R.,** *Untersuchungen über die Entwickl. des Harn- u. Geschlechtsapparates der Amnioten. Intern. Monatsschr. Anat. u. Phys., Bd. II, 1885.* — **Mitsukuri,** *On the development of the suprarenal bodies in mammalia. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXII.* — *The ectoblastic origin of the Wolffian duct in Chelonia. Zool. Anz., XI, 1888.* — **Mollier,** *Über die Entstehung des Vornierensystems bei Amphibien. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1890.* — **Müller, Johannes,** *Bildungsgeschichte der Genitalien. Düsseldorf 1830.* — **Müller, W.,** *Über das Urogenitalsystem des Amphioxus u. der Cyclostomen. Jen. Zeitschr. Naturw., Bd. IX, N. F. Bd. II, 1875.* — **Nagel, W.,** *Über die Entwickl. des Urogenitalsystems des Menschen. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXIV, 1889.* — *Entwickl. u. Entwicklungsfehler der weiblichen Genitalien. Handb. d. Gyn., 1897.* — *Über die Entwickl. der Urethra u. des Dammes beim Menschen. Arch. mikr. Anat., Bd. XL, 1892.* — *Über die Entwickl. des Uterus u. der Vagina beim Menschen. Ebenda, Bd. XXXVII, 1891.* — *Die weiblichen Geschlechtsorgane. Handb. d. Anat. d. Menschen, Bd. VII, 2, 1896.* — **Neumann,** *Die Beziehungen des Flimmerepithels der Bauchhöhle zum Eileiterepithel. Arch. mikr. Anat., Bd. XI, 1875.* — **Perenyl, J.,** *Die ektoblastische Anlage des Urogenitalsystems bei Rana esc. u. Lacerta vir. Zool. Anz., X, 1887.* — *Amnion u. Wolffscher Gang der Eidechsen. Math. u. naturw. Ber. aus Ungarn, Bd. VI, 1887—88, Berlin u. Budapest 1889, u. Zool. Anz., XI, 1888.* — **Peter, Karl,** *Die Nierenkanälchen des Menschen u. einiger Säugetiere. Jena 1909.* — **Pflüger, E.,** *Die Eierstöcke der Säugetiere u. des Menschen. Leipzig 1863.* — **Poll, H.,** *Die Entwickl. der Nebennierensysteme. Handb. vergl. u. exper. Entwicklungsl. d. Wirbeltiere, Bd. III, Abt. 1, 1905.* — **Rabl, C.,** *Über die Entwickl. des Urogenitalsystems der Selachier. Morphol. Jahrb., Bd. XXIV, 1896.* — **Rabl, H.,** *Die Entwickl. u. Struktur der Nebennieren bei den Vögeln. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXVIII, 1891.* — **Rathke, H.,** *Beobachtungen u Betrachtungen über die Entwickl. der Geschlechts-*

werkzeuge bei den Wirbeltieren. Neue Schriften Naturf. Ges. Danzig, Bd. I, 1825. — **Renson,** Contribution à l'embryologie des organes d'excrétion des oiseaux et des mammifères. Thèse, Bruxelles 1883. Auszug im Arch. mikr. Anat., Bd. XXII, 1883. — **Riede,** Untersuchungen zur Entwickl. der bleibenden Niere. Dissert., München 1887. — **Riedel,** Entwicklung der Säugetierniere. Untersuch. anat. Inst. zu Rostock 1874. — **Ribbert,** Über die Entwicklung der bleibenden Niere. Verh. Ges. deutsch. Naturf. u. Ärzte, 71. Vers., München 1899. — **W. Romiti,** Über Bau u. Entwicklung des Eierstockes u. des Wolffschen Ganges. Arch. mikr. Anat., Bd. X, 1874. — **Roth,** Über einige Urnierenreste beim Menschen. Baseler Festschr. zum Würzburger Univ.-Jubiläum, 1882. — **Rosenberg, A.,** Untersuchungen über d. Entwickl. der Teleostierniere. Dissert., Dorpat 1867. — **Rouget,** Evolution comparée des glandes génitales mâle et femelle chez les embryons des mammifères. Compt. rend., Tome LXXXVIII, 1879. — **Rückert,** Entstehung des Vornierensystems. Münch. med. Wochenschr., XXXVI, 1889. — Über die Entstehung der Exkretionsorgane bei Selachiern. Arch. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1888. — Entwicklung der Exkretionsorgane. Ergebn. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1892. — **Sedgwick, Adam,** Development of the kidney in its relations of the Wolffian body in the chick. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S., Vol. XX, 1880. — On the development of the structure known as the „Glomerules of the headkidney" in the chick. Ebenda, N. S., Vol. XX, 1880. — On the early development of the anterior part of the Wolffian duct and body in the chick. Ebenda, Vol. XXI, 1881. — **Semon, R.,** Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen u. ihre Differenzierung zum Hoden. Habilitationsschr., Jena 1887. — Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. Jen. Zeitschr. Naturw., Bd. XIX, 1891. — **Semper, C.,** Das Urogenitalsystem der Plagiostomen u. seine Bedeutung für das der übrigen Wirbeltiere. Würzburg 1875. — **Schäfer, E. A.,** On the structure of the immature ovarian ovum in the common fowl and in the rabbit etc. Proceed. Roy. Soc. 1880. — **Schmiegelow, E.,** Studien über die Entwicklung des Hodens u. Nebenhodens. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1882. — **Schreiner, H. E.,** Über die Entwickl. der Amniotenniere. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXXI, 1902. — **Siemerling,** Beiträge zur Embryologie der Exkretionsorgane des Vogels. Dissert., Marburg 1882. — **Soulié, A.,** Recherches sur le développement des capsules surrénales chez les vertebrés supérieurs. Journ. Anat. et Phys., Tome XXXIX, 1903. — **Graf Spee,** Über direkte Beteiligung des Ektoderms an der Bildung der Urnierenanlage des Meerschweinchens. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1884. — **Spengel,** Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arb. zool.-bot. Inst. Würzburg, Bd. III, 1876. — **Stoerk, O.,** Beitrag zur Kenntnis des Aufbaues der menschlichen Niere. Anat Hefte, Bd. XXIII, 1. Abt., 1904. — **Strahl,** Über den Wolffschen Gang u. die Segmentalbläschen bei Lacerta. Sitz.-Ber. Ges. Naturw. Marburg 1886. — **van Erp Taalmann Kip,** De ontwikkeling der Müllersche Gang bij Zoogdieren. Proefschrift, Leiden 1893. — **Toldt,** Untersuchungen über das Wachstum der Nieren des Menschen u. der Säugetiere. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien 1874. — **Tourneux** et **Legay,** Mémoire sur le développement de l'utérus et du vagin. Journ. Anat. et Physiol. 1884. — Sur les premiers développements du cloaque, du tubercule génital et de l'anus chez l'embryon de mouton. Journ. Anat., Tome XXIV, 1888. — **Tourneux,** Sur le développement et l'évolution de tubercule génital chez le foetus humain dans les deux sexes. Journ. Anat. et Phys., Tome XXV, 1889. — Atlas d'embryologie. Développement des organes génito-urinaires chez l'homme. Trav. et mém. des facultés de Lille, Tome I, 1894. — **Vialleton,** Développement postembryonnaire du rein de l'Ammocète. Compt. rend., Tome CXI. — **Waldeyer,** Über die sogenannte ungestielte Hydatide der Hoden. Arch. mikr. Anat., Bd. XIII, 1877. — Eierstock u. Ei. Leipzig 1870. — **Weiß,** Excretory tubules in Amphioxus lanceolatus. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXXI, 1890. — **Weldon,** Note on the early development of Lacerta muralis. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXII, 1883. — On the head kidney of Bdellostoma with a suggestion as to the origin of the suprarenal bodies. Ebenda, Vol. XXIV, 1884. — On the suprarenal bodies of vertebrata. Ebenda, Vol. XXV, 1885. — Note on the origin of the suprarenal bodies of vertebrates. Proc. Roy. Soc., Vol. XXXVII. — **Wichser,** Über Urnierenreste in den Adnexen des menschl. Uterus. Dissert., Zürich 1900. — **Wiedersheim,** Über die Entwicklung des Urogenitalapparates bei Krokodilen u. Schildkröten. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXVI, 1890. — **Wieger, G.,** Über die Entstehung u. Entwicklung der Bänder des weiblichen Genitalapparates beim Menschen. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1885. — **Wiesel, J.,** Über die Entwicklung der Nebennieren des Schweines. Anat. Hefte, Bd. XVI, 1900. — **v. Winiwarter, H.,** Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des mammifères. Arch. Biol., Tome XVII, 1900. — **van Wijhe, J. W.,** Die Beteiligung des Ektoderms an der Entwicklung des Vornierenganges. Zool. Anz. 1886. — Über die Mesodermsegmente des Rumpfes u. die Entwicklung des Exkretionssystems bei Selachiern. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXIII, 1889.

Literatur zu Kapitel XVII.

Ahlborn, *Über die Bedeutung der Zirbeldrüse. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XL, 1884.* — **Altmann, R.,** *Bemerkungen zur Hensenschen Hypothese von der Nervenentstehung. Arch. Anat. u. Phys., Phys. Abt., 1885.* — **Apáthy,** *Das leitende Element des Nervensystems. Mitteil. Zool. Stat. Neapel, Bd. XII, 1897.* — **Assheton, R.,** *On the development of the optic nerve of Vertebrates etc. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S., Vol. XXXIV, 1893.* — **Balfour,** *On the development of the spinal nerves in Elasmobranch fishes. Philos. Transact., Vol. CLXVI, 1876. — On the spinal nerves of Amphioxus. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XX, 1880.* — **Barfurth, D.,** *Die Regeneration peripherer Nerven. Verhandl. Anat. Ges. Genf 1905.* — **Beard, J.,** *The system of branchial sense organes and their associated ganglia in Ichthyopsiden. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXVI, 1885. — A contribution to the morphology and development of the nervous system of Vertebrates. Anat. Anz. 1888. — The development of the peripheral nervous system of Vertebrates. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXIX, 1888. — The transient ganglion cells and their nerves in Raja batis. Anat. Anz. 1892.* — **Bedot,** *Recherches sur le développement des nervs spinaux chez les Tritons. Recueil Zool. Suisse 1884. Desgl. als Dissert. Genève 1884 erschienen.* — **Béraneck, E.,** *Recherches sur le développement des nerfs crâniens chez les lézards. Recueil Zool. Suisse, Tome I. — Étude sur les replis médullaires du poulet. Ebenda, Tome IV. — Über das Parietalauge der Reptilien. Jen. Zeitschr. Naturw., Bd. XXI, 1888. — Sur le nerf pariétal et la morphologie du troisième œil des vertébrés. Anat. Anz. 1892.* — **Bethe, A.,** *Allgemeine Anatomie u. Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.* — **Brachet, A.,** *Sur l'histogenèse et la signification morphologique des fibres nerveuses péripheriques. Bull. Soc. Sc. méd. et nat. Bruxelles 1905.* — **Broman,** *Beschreibung eines menschlichen Embryos von beinahe 3 mm Länge mit spezieller Bemerkung über die bei demselben befindlichen Hirnfalten. Morphol. Arb., Bd. V, 1896.* — **Burkhardt,** *Der Bauplan des Wirbeltiergehirns. Morphol. Arb., Bd. IV.* — **Chiarugi, G.,** *Lo sviluppo dei nervi vago, accessorio, ipoglosso e primi cervicali nei sauropsidi et nei mammiferi. Atti Soc. Toscana Scienze natur. Pisa, Vol. X, 1889. — Observations sur les premières phases de développement des nerfs encéphaliques chez les mammifères et, en particulier, sur la formation du nerf olfactif. Arch. Ital. Biol., Vol. XV.* — **Disse,** *Die erste Entwicklung des Riechnerven. Arb. aus anat. Inst., Bd. IX, 1897.* — **Dohrn,** *Über die erste Anlage u. Entwicklung der motorischen Rückenmarksnerven bei den Selachiern. Mitteil. Zool. Stat. Neapel, Bd. VIII, 1888. — Nervenfaser u. Ganglienzelle. Ebenda, Bd. X. — Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. 19. Vagus u. Lateralis bei Selachierembryonen. 20. Die Schwannschen Kerne, ihre Herkunft u. Bedeutung. Ebenda, Bd. XV, 1901. — Die Schwannschen Kerne der Selachierembryonen. Anat. Anz. 1892.* — **Ecker, A.,** *Zur Entwicklungsgesch. der Furchen u. Windungen der Großhirnhemisphären im Fötus des Menschen. Arch. Anthropol., Bd. III, 1868.* — **Ehlers, E.,** *Die Epiphyse am Gehirn der Plagiostomen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XXX, Suppl.* — **Flechsig,** *Die Leitungsbahnen im Gehirn u. Rückenmark des Menschen. Leipzig 1876.* — **Froriep, Aug.,** *Über ein Ganglion des Hypoglossus u. Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1882. — Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus u. Vagus usw. Ebenda, 1885. — Zur Entwicklungsgesch. der Kopfnerven. Verhandl. Anat. Ges. München 1891. — Über die Entwicklungsgesch. des Sehnerven. Anat. Anz. 1891. — Entwicklungsgesch. des Kopfes. Ergebn. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. III, 1893. — Zur Frage der sogenannten Neuromerie. Verhandl. Anat. Ges. Wien 1892.* — **Goldberg,** *Über die Entwicklung der Ganglien beim Hühnchen. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXVII.* — **Golowine,** *Sur le développement du système ganglionnaire chez le poulet. Anat. Anz. 1890.* — **Goronowitsch,** *Studien über die Entwicklung des Medullarstranges bei Knochenfischen usw. Morphol. Jahrb., Bd. X, 1885. — Untersuchungen über die Entwicklung der sogenannten Ganglienleisten im Kopfe der Vogelembryonen. Ebenda, Bd. XX, 1893.* — **Gurwitsch,** *Die Histogenese der Schwannschen Scheide. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1900.* — **Harrison,** *Über die Histogenese des peripheren Nervensystems bei Salmo salar. Arch. mikr. Anat., Bd. LVII, 1901.* — **Held, H.,** *Die Entwicklung des Nervengewebes bei den Wirbeltieren. Leipzig 1909.* — **Hensen, V,** *Zur Entwicklung des Nervensystems. Arch. path. Anat., Bd. XXX, 1864. — Über die Nerven im Schwanz bei Froschlarven. Arch. mikr. Anat., Bd. IV, 1868. — Beitrag zur Morphologie der Körperformen u. des Gehirns des menschl. Embryos. Arch. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1877.* — **Hertwig, Oscar** u. **Richard,** *Das Nervensystem u. die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig 1878.* — **His,** *Über die Anfänge des peripherischen Nervensystems. Arch. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1879. — Über das Auftreten der weißen Substanz u. der Wurzelfasern am Rückenmark menschl. Embryonen. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1883. — Zur Geschichte des men[illegible] [illegible]marks

u. der Nervenwurzeln. Abh. math.-physik. Kl. Sächs. Ges. Wiss., Bd. XIII, 1886. — Die Neuroblasten u. deren Entstehung im embryonalen Mark. Ebenda, Bd. XV, 1889. — Die Formentwicklung des menschl. Vorderhirns vom 1. bis zum Beginn des 3. Monats. Ebenda, Bd. XV, 1889. — Die Entwicklung der ersten Nervenbahnen beim menschl. Embryo. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1887. — Zur allgemeinen Morphologie des Gehirns. Ebenda, 1892. — ***His jun.,*** *Zur Entwicklungsgeschichte des Acustico-facialis-Gebietes beim Menschen. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., Supplem.-Bd., 1889. — Über die Entwicklung des Sympathicus bei Wirbeltieren, mit besonderer Berücksichtigung der Herzganglien. Verhandl. Anat. Ges. 1892. —* ***Julin, Ch.,*** *De la signification morphologique de l'épiphyse des vertebrés. Bull. scient. département du Nord, Sér. II. Tome X, 1888. —* ***de Klinckowström, A.,*** *Le premier développement de l'œil pinéal, l'épiphyse et le nerf pariétal chez Iguana. Anat. Anz. 1893. —* ***von Kölliker,*** *Über die Entwicklung der Elemente des Nervensystems. Verhandl. Anat. Ges. 1892. —* ***Kollmann, J.,*** *Die Entwicklung der Adergeflechte. Leipzig 1861. —* ***Krause, W.,*** *Über die Doppelnatur des Ganglion ciliare. Morph. Jahrb., Bd. VII, 1882. —* ***Kraushaar, R.,*** *Die Entwicklung der Hypophysis u. Epiphysis bei Nagetieren. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XLI. (Siehe vollständiges Verzeichnis der Literatur.) —* ***v. Kupffer,*** *Primäre Metamerie des Neuralrohrs der Vertebraten. Sitz.-Ber. Kgl. Bayr. Akad. München, Bd. XV. — Die Entwicklung von Petromyzon Planeri. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXV, 1890. — Die Entwicklung der Kopfnerven der Vertebraten. Verhandl. Anat. Ges. 1891. — Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. 1893. — Die Morphogenie des Zentralnervensystems. Handb. vergl. u. exper. Entwicklungsgesch. d. Wirbelt., Bd. II, Abt. 3. —* ***v. Lenhossék,*** *Zur ersten Entwicklung der Nervenzellen u. Nervenfasern bei dem Vogelembryo. Verhandl. Naturf. Ges. Basel, Bd. IX, 1890. — Die Entwicklung der Ganglienanlagen bei dem menschl. Embryo. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1891. — Beobachtungen an den Spinalganglien u. dem Rückenmark von Pristiurus-Embryonen. Anat. Anz. 1892. —* ***Leydig,*** *Das Parietalorgan der Reptilien u. Amphibien. Biol. Centralbl., Bd. VIII. —* ***Locy,*** *Metameric segmentation in the medullary folds and embryonic rim. Anat. Anz. 1894. —* ***Löwe, L.,*** *Beiträge zur Anatomie u. Entwicklung des Nervensystems der Säugetiere u. des Menschen. Berlin 1880. —* ***Marchand,*** *Über die Entwicklung des Balkens im menschl. Gehirn. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXVII, 1891. —* ***Mc Clure,*** *The segmentation of the primitive vertebrate brain. Journ. Morphol., Vol. IV, 1890. —* ***Milnes Marshall,*** *The development of the cranial nerves in the chick. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S., Vol. XVIII, 1878. — On the early stages of development of the nerves in birds. Journ. Anat. and Phys., Vol. XI, 1877. — On the head cavities and associated nerves of Elasmobranchs. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXI, 1881. —* ***v. Mihálkovics,*** *Wirbelsaite u. Hirnanhang. Arch. mikr. Anat., Bd. XI, 1875. — Entwicklungsgesch. des Gehirns. Nach Untersuchungen an höheren Wirbeltieren u. dem Menschen dargestellt. Leipzig 1877. (Siehe Verzeichnis der älteren Literatur.) —* ***Minot, Ch. S.,*** *Die frühen Stadien u. die Histogenese des Nervensystems. Ergebnisse Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. VI. Daselbst auch Literaturverzeichnis von 146 Nummern. —* ***Müller, W.,*** *Über Entwicklung u. Bau der Hypophysis u. des Processus infundibuli cerebri. Jen. Zeitschr., Bd. VI, 1871. —* ***Neal,*** *A summary of studies on the segmentation of the nervous system in Squalus acanthias. Anat. Anz. 1896. — The segmentation of the nervous system in Squalus acanthias. Bull. Museum comparat. zool., Vol. XXXI, 1898. —* ***Onodi,*** *Über die Entwicklung des sympath. Nervensystems. Arch. mikr. Anat., Bd. XXVI, 1886. — Über die Entwicklung der Spinalganglien u. der Nervenwurzeln. Intern. Monatsschr. Anat. u. Histol., Bd. I. —* ***Osborn, H. F.,*** *The origin of the corpus callosum, a contribution upon the cerebral commissures of the Vertebrata. Morphol. Jahrb., Bd. XII, 1887. —* ***Rabl, C.,*** *Bemerkung über die Segmentierung des Hirns. Zool. Anz., VIII, 1885. — Über die Metamerie des Wirbeltierkopfes. Verhandl. Anat. Ges. Wien 1892. —* ***Rabl-Rückhard,*** *Zur Deutung u. Entwicklung des Gehirns der Knochenfische. Arch. Anat. u Phys., Anat. Abt., 1882. — Das Großhirn der Knochenfische u. seine Anhangsgebilde. Ebenda, 1883. — Das gegenseitige Verhältnis der Chorda, Hypophysis u. des mittleren Schädelbalkens bei Haifischembryonen usw. Morphol. Jahrb., Bd. VI, 1880. —* ***Ramón y Cajal,*** *A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moëlle épinière du poulet. Anat. Anz. 1890. —* ***Rathke, H.,*** *Über die Entstehung der Glandula pituitaria. Arch. Anat. u. Phys., Bd. V, 1838. —* ***Reichert,*** *Der Bau des menschl. Gehirns. Leipzig 1859 u. 1861. —* ***Sagemehl,*** *Untersuchungen über die Entwicklung der Spinalnerven. Dorpat 1882. —* ***Schaper,*** *Die morphologische und histologische Entwicklung des Kleinhirns der Teleostier. Morph. Jahrb., Bd. XXI, 1894. —* ***Schmidt, F.,*** *Beiträge zur Entwicklungsgesch. des Gehirns. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XI, 1862. —* ***Schultze, O.,*** *Über die Entwicklung der Medullarplatte des Froscheies. Verh. phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. XXIII, 1889. — Beiträge zur Histogenese des Nerven-*

systems. Arch. mikr. Anat., Bd. LXVI, 1905. — *Über die Entwicklung des peripheren Nervensystems. Verh. Anat. Ges. Jena 1904.* — **Schwalbe, G.,** *Das Ganglion oculomotorii. Jen. Zeitschr. Naturw., Bd. XIII, 1879.* — *Lehrbuch der Neurologie. Erlangen 1880.* — **Sedgwick,** *On the inadequacy of the cellular Theory of development and on the early development of nerves etc. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXXVII, 1894.* — **Spencer, Baldwin,** *On the presence and structure of the pineal eye in Lacertilia. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S., Vol. XXVII, 1886.* — **Strahl u. Martin,** *Die Entwicklung des Parietalauges. Arch. Anat. u. Phys. 1888.* — **Strasser,** *Alte u. neue Probleme der entwicklungsgeschichtl. Forschung auf dem Gebiete des Nervensystems. Ergebn. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. I, 1892.* — **Suchannek,** *Ein Fall von Persistenz des Hypophysenganges. Anat. Anz. 1887.* — **Tiedemann, Fr.,** *Anatomie u. Bildungsgeschichte des Gehirns im Fötus des Menschen. Nürnberg 1816.* — **Vignal,** *Développement des éléments du système nerveux cérébro-spinal. Paris 1889.* — **van Wijhe, J. W.,** *Über die Mesodermsegmente u. die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Amsterdam 1882.* — **Ziehen, Th.,** *Die Morphogenie des Zentralnervensystems der Säugetiere u. die Histogenese vom Hirn u. Rückenmark. Handb. d. vergl. u. exp. Entwicklungsl. d. Wirbeltiere, Bd. II, Abt. III, 1905.* — **Zimmermann,** *Über die Metamerie des Wirbeltierkopfes. Verh. Anat. Ges. München 1891.*

Was die in den letzten Jahren erschienenen Untersuchungen über die Entwicklung des Nervensystems betrifft, so wird auf die ausführlichen Literaturübersichten von Kupffer, Ziehen und Neumeyer in Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere (Bd. II, Kapitel VIII—X) und von Held, Die Entwicklung des Nervengewebes, 1909, hingewiesen.

Literatur zu Kapitel XVIII.

1. Entwicklung des Auges.

v. Ammon, Fr., *Die Entwicklungsgesch. des menschl. Auges. Graefes Arch., Bd. IV, 1858.* — **Angelucci, A.,** *Über Entwicklung u. Bau des vorderen Uvealtraktus der Vertebraten. Arch. mikr. Anat., Bd. XIX, 1881.* — **Arnold, J.,** *Beiträge zur Entwicklungsgesch. des Auges. Heidelberg 1874.* — **Assheton, R.,** *On the development of the optic nerve of vertebrates. Journ. Micr. Sc., Vol. XXXIII, 1892.* — **Babuchin,** *Beiträge zur Entwicklungsgesch. des Auges. Verh. phys.-med. Ges. Würzburg, Bd. IV, 1863.* — **Bach, L. u. Seefelder, R.,** *Atlas zur Entwicklungsgesch. des menschl. Auges. Leipzig 1911, 1912.* — **Bambeke,** *Contribution à l'histoire du développement du l'œil humain. Ann. Soc. Méd. de Gand 1879.* — **Ciaccio,** *Du mode de formation des vésicules primaires des yeux etc. Arch. Ital. Biol., Tome XIX, 1893.* — **Cirincione,** *Über die Entwicklung der Capsula perilenticularis. Arch. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1897, Suppl.* — *Über die Genese des Glaskörpers bei Wirbeltieren. Verh. Anat. Ges. Heidelberg 1903.* — **v. Ewetzky,** *Beiträge zur Entwicklungsgesch. des Auges. Arch. Augenheilk., Bd. VIII, 1879.* — **Falchi,** *Über Histogenese der Retina u. des N. opticus. Graefes Arch., Bd. XXXIV, 1887.* — **Froriep, A.,** *Die Entwicklung des Auges der Wirbeltiere. Handb. der vergl. u. exper. Entwicklungsl., Bd. II, Abt. 2, 1905.* — **Gottschau,** *Zur Entwicklung der Säugetierlinse. Anat. Anz. 1886.* — **Heerfordt,** *Studien über den Musc. dilatator pupillae usw. Anat. Hefte, Bd. XIV, 1900.* — **Keibel, Fr.,** *Zur Entwicklung des Glaskörpers. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1886.* — **Kessler,** *Untersuchung über die Entwicklung des Auges usw. Dissert., Dorpat 1871.* — *Zur Entwicklung des Auges der Wirbeltiere. Leipzig 1877.* — **Kölliker,** *Über die Entwicklung der Linse. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. VI, 1855.* — *Zur Entwicklung des Auges u. Geruchsorganes menschl. Embryonen. Zum Jubiläum der Univers. Zürich. Würzburg 1883.* — *Über die Entwicklung u. Bedeutung des Glaskörpers. Verh. Anat. Ges. Heidelberg 1903 u. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXXVI, 1904.* — **Korányi, Alex.,** *Beiträge zur Entwicklung der Kristallinse bei den Wirbeltieren. Intern. Monatsschr. Anat. u. Phys., Bd. III, 1886.* — **Kupffer,** *Untersuchungen über die Entwicklung des Augenstiels. Sitz.-Ber. Ges. Morph. München, I.* — **Legal,** *Zur Entwicklungsgesch. des Tränennasenganges bei Säugetieren. Breslau 1881.* — *Morph. Jahrb., Bd. VIII, 1883.* — **v. Lenhossek, M.,** *Die Entwicklung des Glaskörpers. Leipzig 1903.* — **Lieberkühn, N.,** *Über das Auge des Wirbeltierembryos. Schriften Ges. Beförd. ges. Naturw. Marburg, Bd. X, 1872.* — *Zur Anatomie des embryonalen Auges. Sitz.-Ber. Ges. Beförd. ges. Naturw. Marburg 1877.* — *Beiträge zur Anatomie des embryonalen Auges. Arch. Anat. u. Entwicklungsgesch., Anat. Abt., 1879.* — **Mall,** *Histogenesis of the retina in Amblystoma and Necturus. Journ. Morph., Vol. VIII, 1893.* — **Manz,** *Entwicklungsgesch. des menschl. Auges. Graefe u. Saemisch, Handb. d. Augenheilk., Bd. II, 1875.* — **v. Mihálkovics,** *Ein Beitrag zur ersten Anlage der Augenlinse. Arch. mikr. Anat., Bd. XI, 1875.* — **Müller, W.,** *Über die Stammesentwicklung des Seh-*

organs der Wirbeltiere. Festgabe an Carl Ludwig. Leipzig 1874. — **Nußbaum, M.,** *Entwicklungsgesch. des menschl. Auges. Graefe-Saemischs Handb. d. Augenheilk., 2. Aufl., I. Teil, Bd. II, 1900.* — **Rabl, C.,** *Über den Bau u. die Entwicklung der Linse. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXIII, LXV u. LXVII, 1898, 1899, 1900. — Zur Frage nach der Entwicklung des Glaskörpers. Anat. Anz. 1903.* — **Reich, G. F.,** *De membrana pupillari. Dissert., Berlin.* — **Rumschewitsch,** *Zur Lehre von der Entwicklung des Auges. Schriften Ges. Naturf. Kiew, Bd. V, Heft 2. (Russisch.)* — **Strahl, H.,** *Zur Entwicklung des menschl. Auges. Anat. Anz. 1898.* — **Schöler, H.,** *De oculi evolutione in embryon. gallinae. Dissert., Dorpat 1848.* — **Schultze, O.,** *Zur Entwicklungsgesch. des Gefäßsystems im Säugetierauge. Festschr. z. Doktorjub. von Kölliker. Leipzig 1892.* — **Szili, A.,** *Zur Anatomie u. Entwicklungsgesch. der hinteren Irisschichten, mit besonderer Berücksichtigung des Musculus sphincter iridis des Menschen. Anat. Anz. 1901. — Zur Glaskörperfrage. Ebenda, 1904.* — **Würzburg, A.,** *Zur Entwicklungsgesch. des Säugetierauges. Dissert., Berlin 1876.*

2. Entwicklung des Gehörorgans.

Alexander, G., *Über Entwicklung u. Bau der Pars infer. labyrinthi der höheren Säugetiere. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Bd. LXX, 1900. — Zur Entwicklung des Ductus endolymphaticus. Arch. Ohrenheilk., Bd. LII, 1901.* — **Ayers, H.,** *On the origin of the internal ear and the functions of semicircular canals and cochlea. Milwaukee 1890.* — **Baginsky,** *Zur Entwicklung der Gehörschnecke. Arch. mikr. Anat., Bd. XXVIII, 1886.* — **Boettcher, A.,** *Über Entwicklung u. Bau des Gehörlabyrinths. Verh. Kais. Leop.-Carol. Akad., Bd. XXXV, 1869.* — **Dreifuß,** *Beiträge zur Entwicklungsgesch. des Mittelohrs u. des Trommelfells des Menschen u. der Säugetiere. Schwalbes Morph. Arb., Bd. II, 1893.* — **Gottstein, J.,** *Über den feineren Bau u. die Entwicklung der Gehörschnecke des Menschen u. der Säugetiere. Habilitationsschr., Breslau 1871.* — **Gradenigo,** *Die embryonale Anlage der Gehörknöchelchen u. des tubo-tympanalen Raumes. Centralbl. med. Wiss. 1886. — Die embryonale Anlage des Mittelohrs. Die morphologische Bedeutung der Gehörknöchelchen. Mitteil. embryolog. Inst. Wien 1887. — Die Entwicklung der Ohrmuschel beim Menschen u. bei den Säugetieren. Zeitschr. f. Ohrenheilk., Bd. XIX, Breslau 1889.* — **Hasse,** *Die vergleichende Morphologie u. Histologie des häutigen Gehörorgans der Wirbeltiere. Leipzig 1873.* — **Hensen, V.,** *Über Boettchers Entwicklung u. Bau des häutigen Labyrinths nach eigenen Untersuchungen. Arch. f. Ohrenheilk., Bd. VI, 1870. — Zur Morphologie der Schnecke. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XIII, 1863.* — **His, W.,** *Anatomie menschlicher Embryonen. — Mitteil. zur Embryologie der Säugetiere u. des Menschen. Arch. Anat. u. Phys. 1881.* — **His jun., W.,** *Zur Entwicklung des Acusticofacialisgebietes beim Menschen. Arch. Anat. u. Phys. 1889, Suppl.* — **Hoffmann, C. K.,** *Über die Beziehung der ersten Kiementasche zu der Anlage der Tuba Eustachii u. des Cavum tympani. Arch. mikr. Anat., Bd. XXIII, 1884.* — **Huschke,** *Über die erste Bildungsgeschichte des Auges u. Ohres beim bebrüteten Hühnchen. Isis, 1831 u. Über die erste Entwicklung des Auges. Meckels Arch. 1832.* — **Keibel,** *Über die Entwicklung des Labyrinthanhanges. Anat. Anz. 1899.* — **Krause, R.,** *Entwicklungsgesch. des häutigen Bogenganges. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXV, 1890. — Die Entwicklung des Aquaeductus vestibuli etc. Anat. Anz. 1901. — Entwicklungsgesch. des Gehörorgans. Handb. vergl. u. exper. Entwicklungsl., Bd. II, Abt. 2, 1902.* — **Mall,** *Development of Eustachian tube, middle ear, tympanic membrane and meatus of the chick. Studies biol. laborat. John Hopkins Univ. Baltimore 1888.* — **Mitrophanow,** *Über die erste Anlage des Gehörorgans bei niederen Wirbeltieren. Biol. Zentralbl., Bd. X, 1890.* — **Münch, J.,** *Über die Entwicklung der Knorpel des äußeren Ohres. Morph. Arb., Bd. VII, 1897.* — **Moldenhauer,** *Zur Entwicklung des mittleren u. äußeren Ohres. Morph. Jahrb., Bd. III, 1877.* — **v. Noorden, C.,** *Die Entwicklung des Labyrinths bei Knochenfischen. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1883.* — **Norris, H. W.,** *Studies on the development of the ear of Amblystoma. Journ. Morph. Boston, Vol. VII, 1892.* — **Poli, C.,** *Sviluppo della vesicola uditiva nei vertebrati. Genova 1896 u. Zur Entwicklung der Gehörblase bei den Wirbeltieren. Arch. mikr. Anat., Bd. XLVIII, 1897.* — **Rabl, C.,** *Über das Gebiet des Nerv. facialis. Anat. Anz. 1887.* — **Reißner,** *De auris internae formatione. Dissert., Dorpat 1851.* — **Rosenberg, E.,** *Untersuch. über die Entwicklung des Canalis cochlearis der Säugetiere. Diss., Dorpat 1868.* — **Röthig u. Brugsch,** *Die Entwicklung des Labyrinths beim Huhn. Arch. mikr. Anat., Bd. LIX, 1902.* — **Rüdinger,** *Zur Entwicklung der häutigen Bogengänge des inneren Ohres. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. München, math.-phys. Kl., 1888.* — **Schwalbe, G.,** *Über die vergleichende Anatomie u. Entwicklungsgesch. des Ohrknorpels. Deutsche med. Wochenschr. 1887. — Das äußere Ohr. Handb. Anat. d. Menschen, 1898.* — **Siebenmann,** *Die ersten Anlagen vom Mittelohrraum u. Gehörknöchelchen des menschl. Embryo in der 4.—6. Woche. Arch. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1894.*

— *Mittelohr und Labyrinth. Handb. Anat. d. Menschen, 1898.* — **Spemann, H.,** *Über die erste Entwicklung der Tuba Eustachii u. des Kopfskeletts von Rana temp. Zool. Jahrb., Bd. II, 1898.* — **Tuttle,** *The relation of the external meatus, tympanum and Eustachian tube to the first visceral cleft. Proc. Americ. Acad. arts and scienc. 1883/84.* — **Urbantschitsch,** *Über die erste Anlage des Mittelohrs u. des Trommelfells. Mitt. embryol. Inst. Wien, Heft I, 1877.* — *Das Lumen des äußeren Gehörgangs bei Embryonen u. Neugeborenen. Ebenda, Bd. I, 1873.* — **Zuckerkandl, E.,** *Zur Entwicklung des äußeren Gehörgangs. Monatsschr. f. Ohrenheilk. 1873.*

3. Entwicklung des Geruchsorgans.

Beard, J., *Morphol. studies. The nose and Jacobsons Organ. Zool. Jahrb., Bd. III, 1889.* — **Berliner,** *Zur Entwicklung des Geruchsorgans der Selachier. Arch. mikr. Anat., Bd. LX, 1902.* — **Blaue, J.,** *Untersuch. über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen u. Amphibien usw. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1884.* — **Born, G.,** *Die Nasenhöhlen u. der Tränennasengang der Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. II, 1876.* — *Die Nasenhöhle u. der Tränennasengang der amnioten Wirbeltiere. Ebenda, Bd. V, 1879 u. Bd. VIII, 1883.* — **Bowden, H.,** *The nose and Jacobsons Organ with especial reference to Amphibian. Journ. Comp. Neur., Vol. IV, 1894.* — **Burckhardt, R.,** *Untersuch. am Hirn u. Geruchsorgan von Triton u. Ichthyophis. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LII, 1891.* — **Cohn, Fr.,** *Zur Entwicklungsgesch. des Geruchsorgans des Hühnchens. Arch. mikr. Anat., Bd. LXI, 1903.* — **Disse, J.,** *Die Ausbildung der Nasenhöhle nach der Geburt. Arch. Anat. u. Phys. 1889, Suppl.* — *Die erste Entwicklung der Riechnerven. Anat. Hefte, 1897.* — **Dürsy,** *Zur Entwicklungsgesch. des Kopfes. Tübingen 1869.* — **Fleischer, R.,** *Beiträge zur Entwicklungsgesch. des Jacobsonschen Organs u. zur Anat. der Nase. Sitz.-Ber. phys.-med. Ges. Erlangen 1877.* — **Herzfeld,** *Über das Jacobsonsche Organ des Menschen u. der Säugetiere. Zool. Jahrb., Bd. III.* — **Hinsberg,** *Die Entwicklung der Nasenhöhlen bei Amphibien. Arch. mikr. Anat., Bd. LVIII, 1901 u. Bd. LX, 1902.* — **His, W.,** *Beobachtungen zur Geschichte der Nasen- u. Gaumenbildung beim menschl. Embryo. Abh. math.-phys. Kl. Sächs. Ges. Wiss. 1901.* — **Hochstetter, F.,** *Über die Bildung der inneren Nasengänge oder primitiven Choanen. Verh. Anat. Ges. 1891.* — *Über die Bildung der primitiven Choanen beim Menschen. Ebenda, 1892.* — **Holm, J. F.,** *The development of the olfactory organ in Teleostei. Morph. Jahrb. 1894.* — *Some notes on the early development of the olfactory organ of Torpedo. Anat. Anz. 1894.* — **Keibel,** *Zur Entwicklungsgesch. u. vergleich. Anatomie der Nase u. des oberen Mundrandes bei Vertebraten. Anat. Anz. 1893.* — **Kilian, G.,** *Zur Anatomie der Nase menschl. Embryonen. Arch. Laryng. u. Rhinol. 1895/96.* — **v. Kölliker, A.,** *Über die Jacobsonschen Organe des Menschen. Gratulationsschr. Würzb. med. Fakultät für Rinecker, 1877.* — *Zur Entwicklung des Auges u. Geruchsorgans menschl. Embryonen. Festschr. der Univ. Zürich gewidmet. Würzburg 1883.* — **Kölliker, Th.,** *Über das Os intermaxillare des Menschen usw. Nova acta. Halle 1882.* — **v. Kupffer, C.,** *Studien zur vergleichenden Entwicklungsgesch. des Kopfes der Cranioten. München, Heft I—IV, 1893—1900.* — *Über Monorhinie u. Amphirhinie. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. München, math.-phys. Kl., 1894.* — **Legal,** *Die Nasenhöhle u. der Tränennasengang der amnioten Wirbeltiere. Morph. Jahrb., Bd. VIII, 1883.* — *Zur Entwicklungsgesch. des Tränennasenganges bei Säugetieren. Dissert., Breslau.* — **Merkel, Fr.,** *Über das Jacobsonsche Organ des Erwachsenen u. die Papilla palatina. Anat. Hefte 1892.* — **v. Mihálkovics,** *Anatomie u. Entwicklungsgesch. der Nase u. ihrer Nebenhöhlen. Handb. der Laryng. u. Rhinol., Wien 1896.* — *Nasenhöhle u. Jacobsonsches Organ. Anat. Hefte, Bd. XI, 1898.* — **Marshall, Milnes,** *The morphology of the vertebrate olfactory organ. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S., Vol. XIX, 1879.* — **Nußbaum,** *Zur Entwicklungsgesch. des Gaumens, der Stensonschen u. Jacobsonschen Kanäle usw. beim Hunde. Akad. Wiss. Krakau 1896.* — **Peter, K.,** *Mitteil. zur Entwicklungsgesch. der Eidechse. Das Wachstum des Riechgrübchens. Arch. mikr. Anat., Bd. LV, 1900.* — *Die Neuroporusverdickung u. die Hypothese von der primären Monorhinie der amphirhinen Wirbeltiere. Ebenda, Bd. LVIII, 1901.* — *Anlage u. Homologie der Muscheln des Menschen u. der Säugetiere. Ebenda, Bd. LX, 1902.* — *Zur Bildung des primitiven Gaumens bei Menschen u. Säugetieren. Anat. Anz. 1902.* — *Die Entwicklung des Geruchsorgans u. Jacobsonschen Organs in der Reihe der Wirbeltiere. Bildung der äußeren Nase u. des Gaumens. Handb. der vergl. u. exper. Entwicklungsl., Bd. II, Abt. 2, 1902.* — **Rathke, H.,** *Über die Bildung u. Entwicklung des Oberkiefers u. der Geruchswerkzeuge. Abh. z. Bildungs- u. Entwicklungsgesch. I. 1832.* — **Röse,** *Über das rudimentäre Jacobsonsche Organ der Krokodile u. des Menschen. Anat. Anz. 1893.* — **Schmidt,** *Über das pos[illegible]ryonale Weiterbestehen des Jacobsonschen Organs u. Knorpels beim Menschen usw. Dissert., Berlin 1896.* — **Schönemann, A.,** *Beitrag zur Kenntnis der Muschelbildung u. des Muschelwachstums. Anat. Hefte, XVIII, 1901.* — **Seydel, C.,** *Über die Nasen-*

höhle der höheren Säugetiere u. des Menschen. Morph. Jahrb., Bd. XVII, 1891. — Über die Nasenhöhle u. das Jacobsonsche Organ der Amphibien. Ebenda, Bd. XVIII, 1895. — Über die Nasenhöhle u. das Jacobsonsche Organ der Land- und Sumpfschildkröte. Festschr. f. Gegenbaur, 1896. — Über Entwicklungsvorgänge der Nasenhöhle u. am Mundhöhlendache von Echidna usw. Denkschr. med.-nat Ges. Jena, Bd. VI, 1899. — **Spurgat,** *Die regelmäßigen Formen der Nasenknorpel des Menschen in vollständig ausgebildetem Zustande. Anat. Anz. 1893. — Beiträge zur vergleich. Anatomie der Nasen- u. Schnauzenknorpel des Menschen u. der Tiere. Morph. Arb., Bd. V, 1896. —* **Tilmann, H.,** *Über die Bildung der primitiven Choanen bei Säugetieren. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg, XXX, 1896. —* **van Wijhe,** *Über die Kopfsegmente u. die Phylogenie des Geruchsorgans der Wirbeltiere. Zool. Anz., Bd. IX, 1886. —* **Zuckerkandl,** *Das periphere Geruchsorgan der Säugetiere. Stuttgart 1887.*

4. Entwicklung der Haut und ihrer Organe.

Aubertin, G., *Das Vorkommen von Kolbenhaaren u. die Veränderungen derselben beim Haarwiederersatz. Arch. mikr. Anat., Bd. XLVII, 1896. —* **Barfurth,** *Zur Entwicklung der Milchdrüse. Bonn (Habicht) 1882. —* **Boas, J. E. V.,** *Ein Beitrag zur Morphologie der Nägel, Krallen, Hufe u. Klauen der Säugetiere. Morph. Jahrb., Bd. IX, 1884. — Zur Morphologie der Wirbeltierkralle. Ebenda, Bd. XXIII, 1895. —* **Bonnet,** *Die Mammarorgane im Lichte der Ontogenie u. Phylogenie. Ergebn. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. II, 1892; Bd. VII, 1898. —* **Bowen, J. J.,** *The epitrichial layer of the human epidermis. Anat. Anz. 1889. —* **Brooke,** *Beitrag zur Lehre über die Genese der Horngebilde. Mitteil. embryol. Inst. Wien, Bd. II, 1883. —* **Calef,** *Studio istologico e morfologico di un appendice epiteliale del pelo nelle pelle del Mus decumanus e del Sus scropha. Anat. Anz. 1900. —* **Creighton, C.,** *On the development of the mamma and of the mammary function. Journ. Anat. and Phys., Vol. XI, 1876. —* **Curtis, F.,** *Sur le développement de l'ongle chez le foetus humain. Journ. Anat. 1889. —* **v. Ebner, V.,** *Mikroskop. Studien über Wachstum u. Wechsel der Haare. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, Abt. 3, 1876. —* **Feiertag,** *Über die Bildung der Haare. Dissert., Dorpat 1875. —* **Garcia, S. A.,** *Beiträge zur Kenntnis des Haarwechsels bei menschl. Embryonen u. Neugeborenen. Schwalbes Morph. Arb., Bd. I, 1892. —* **Gegenbaur, C.,** *Zur genaueren Kenntnis der Zitzen der Säugetiere. Morph. Jahrb., Bd. I, 1875. — Zur Morphologie des Nagels. Ebenda, Bd. X, 1885. — Bemerkungen über die Milchdrüsenpapillen der Säugetiere. Jen. Zeitschr., Bd. VII, 1873. —* **Giovannini, S.,** *Über die normale Entwickl. u. über einige Veränderungen der menschl. Haare. Vierteljahrsschr. Dermat. u. Syph., Bd. XIV, 1887. — De la régénération des poils après l'épilation. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXVI, 1890. —* **Grefberg, W.,** *Die Haut u. deren Drüsen in ihrer Entwicklung. Mitteil. embryol. Inst. Wien, Bd. II, 1883. —* **Götte,** *Zur Morphologie der Haare. Arch. mikr. Anat., Bd. IV, 1868. —* **Hamburger, Clara,** *Studien zur Entwicklung der Mammarorgane. Anat. Anz. 1900. —* **Hensen,** *Beitrag zur Morphologie der Körperform u. des Gehirns des menschl. Embryo. Arch. Anat. u. Entwicklungsgesch., Anat. Abt., Leipzig 1877. — —* **Henneberg, O.,** *Die erste Entwicklung der Mammarorgane bei der Ratte. Anat. Hefte, Bd. XIII, 1899. —* **Heynold, H.,** *Beitrag zur Histologie u. Genese des Nagels. Arch. path. Anat., Bd. LXV, 1875. —* **Hirschland, L.,** *Beiträge zur ersten Entwickl. der Mammarorgane beim Menschen. Anat. Hefte, Bd. XI, 1898. —* **Huß, M.,** *Beiträge zur Entwicklung der Milchdrüsen bei Menschen u. bei Wiederkäuern. Jen. Zeitschr., Bd. VII, 1873. —* **Kallius, E.,** *Ein Fall von Milchleiste bei einem menschl. Embryo. Anat. Hefte, Bd. VIII, 1897. —* **Keibel, F.,** *Ontogenie und Phylogenie von Haar u. Feder. Ergebn. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. V, 1895. —* **Klaatsch, H.,** *Zur Morphologie der Säugetierzitzen. Morph. Jahrb., Bd. IX, 1884. —* **v. Kölliker, A.,** *Zur Entwicklungsgesch. der äußeren Haut. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. I u. II, 1848 u. 49. — Über die Entwicklung der Nägel. Sitz.-Ber. phys.-med. Ges. Würzburg 1888. — Die Entwicklung des menschl. Nagels. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XLVII, 1888. —* **Kölliker, Th.,** *Beiträge zur Kenntnis der Brustdrüse. Würzb. Verh., N. F., Bd. XIV, 1879. —* **Langer, C.,** *Über den Haarwechsel bei Tieren u. Menschen. Denkschr. Akad. Wiss. Wien 1849. — Über den Bau u. die Entwickl. der Milchdrüsen. Ebenda, Bd. III, 1850. —* **Laurent, H.,** *Über eine neue Färbemethode mit neutraler Eosin-Methylenblaumischung. Centralbl. allg. Path., Bd. XI, 1900. —* **Marks,** *Untersuch. über die Entwickl. der Haut, insbesondere der Haar- u. Drüsenanlagen bei den Haussäugetieren. Dissert., Gießen 1895. —* **Maurer,** *Hautsinnesorgane, Feder- u. Haaranlagen usw. Morph. Jahrb., Bd. XVIII, 1892. — Zur Phylogenie der Säugetierhaare. Ebenda, Bd. XX, 1893. — Die Epidermis u. ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895. —* **Okamura, T.,** *Über die Entwickl. des Nagels beim Menschen. Arch. Dermat., Bd. LII, 1900. —* **Profé, O.,** *Beiträge zur Ontogenie u. Phylogenie der Mammarorgane. Anat. Hefte, Bd. XI, 1898. —* **Rein, G.,** *Untersuch. über die embryonale Entwicklungsgesch. der*

Milchdrüse. Arch. mikr. Anat., Bd. XX u. XXI, 1882. — **Reiß, W.,** *Beitrag zur Entwicklungsgesch. der Epidermis in der Frühperiode des Fötallebens usw. Anzeiger Akad. Wiss. Krakau 1899.* — **Reißner,** *Beiträge zur Kenntnis der Haare des Menschen u. der Tiere. Breslau 1854.* — **Retterer, E.,** *Premiers phénomènes du développement des poils du cheval. Compt. Rend. Soc. de Biol., Tome VI, 1894.* — **Ribbert,** *Über die Regeneration der Mamilla nebst Bemerkungen über ihre Entwicklung. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXVIII, 1890.* — **Ryder, I. A.,** *On the first and second sets of hair germs developed in the skin of foetal cats. Proceed. Amer. Phil. Soc. Philadelphia, Vol. XXIV, 1889.* — **Schmidt, Hugo,** *Über die normale Hyperthelie menschl. Embryonen u. über die erste Anlage der menschl. Milchdrüsen überhaupt. Morph. Arb., Bd. VII u. VIII, 1897, 1898.* — **Schultze, O.,** *Beitrag zur Entwicklungsgesch. der Milchdrüsen. Verh. phys.-med. Ges. Würzburg, N. F., Bd. XXVI, 1893.* — **Schwalbe, G.,** *Über den Haarwechsel beim Menschen. Anat. Anz., Bd. VIII, Suppl., 1893.* — **Stieda, L.,** *Über Haarwechsel. Arch. Anat. u. Phys. 1867.* — *Über den Haarwechsel. Biol. Centralbl., Bd. VII, 1887.* — *Über den Haarwechsel beim Menschen. Anat. Anz. 1893.* — *Untersuchungen über das Haar des Menschen. Anat. Hefte, Bd. IV, 1910.* — **Stöhr, Ph.,** *Entwicklungsgesch. des menschl. Wollhaares. Anat. Hefte, Bd. XXIII, 1903.* — **Strahl, H.,** *Über die Entwickl. der Mammarorgane beim Menschen. Anat. Anz., Bd. XIV, Suppl., 1898.* — **Talma, S.,** *Beitrag zur Histogenese der weiblichen Brustdrüse. Arch. mikr. Anat., Bd. XX, 1881.* — **Toldt, C.,** *Über die Altersbestimmung menschl. Embryonen. Prager med. Wochenschr. 1879.* — **Unna, P. Z.,** *Beiträge zur Histologie u. Entwicklungsgesch. der menschl. Oberhaut u. ihrer Anhangsgebilde. Arch. mikr. Anat., Bd. XII, 1876.* — **Waldeyer, W.,** *Untersuch. über die Histogenese der Horngebilde, insbesondere der Haare u. Federn. Festschr. f. Henle. Bonn 1882.* — **Zabludowsky,** *Der Verhornungsprozeß während des Embryonallebens. Mitteil. embr. Inst. Wien, Bd. II, 1880.* — **Zander, R.,** *Die frühesten Stadien der Nagelentwickl. u. ihre Beziehungen zu den Digitalnerven. Arch Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1884.* — *Untersuch. über den Verhornungsprozeß. I. Die Histogenese des Nagels beim menschl. Foetus. Ebenda, 1886.*

Literatur zu Kapitel XIX.

1. Entwicklungsgeschichte des Zwerchfells und des Herzbeutels.

Bertelli, *Pieghe dei reni primitivi nei Rettili. Contributo alla morfologia e allo sviluppo del diaframma. Atti Soc. Toscana scienze natur. Pisa, Vol. XV u. XVI, 1896, 1898.* — *Contributo alla morfologia ed allo sviluppo del diaframma ornitico. Monit. zool. ital. 1898.* — **Brachet,** *Recherches sur le développement du diaphragma et du foie chez le lapin. Journ. Anat. et Phys. 1895.* — *Recherches sur l'évolution de la portion céphalique des cavités pleurales et sur le développement de la membrane pleuro-pericardique. Ebenda, Tome XXXIII, 1897.* — *Die Entwicklung der großen Körperhöhlen u. ihre Trennung voneinander. Die Entwicklung der Pleuroperikardialmembran u. des Zwerchfells. Ergebn. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. VII, 1897.* — **Cadiat, M.,** *Du développement de la partie céphalo-thoracique de l'embryon, de la formation du diaphragma, des pleures, du péricarde, du pharynx et de l'oesophage. Journ. Anat. et Phys., Tome XIV, 1878.* — **Faber,** *Über den angeborenen Mangel des Herzbeutels in anatomischer, entwicklungsgeschichtl. u. klin. Beziehung. Arch. path. Anat., Bd. LXXIV.* — **Giglio-Tos,** *Sull' omologia tra il diaframma degli Anfibi anuri e quello dei mammiferi. Atti Accad. Sc. Torino, Vol. XXIX, 1894.* — **His, W.,** *Mitteil. zur Embryologie der Säugetiere u. des Menschen. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1881.* — **Hochstetter,** *Über die Entstehung der Scheidewand zwischen Perikardial- u. Peritonealhöhle usw. Morph. Jahrb., Bd. XXIX, 1900.* — **Lockwood,** *The early development of the pericardium, diaphragm and great veins. Philos. Trans. R. Soc. London 1888, Vol. CLXXIX, 1889 u. Proc. R. Soc. London, Vol. XLIII.* — **Mall, F.,** *Development of the lesser peritoneal cavity in birds and mammals. Journ. Morph. Boston, Vol. V, 1891.* — **Ravn,** *Bildung der Scheidewand zwischen Brust- u. Bauchhöhle in Säugetierembryonen. Biol. Centralbl., Bd. VII, 1887.* — *Über die Bildung der Scheidewand zwischen Brust- u. Bauchhöhle in Säugetierembryonen. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1889.* — *Untersuch. über die Entwickl. des Diaphragmas u. der benachbarten Organe bei den Wirbeltieren. Ebenda, Suppl.-Bd., 1889.* — *Über das Proamnion, besonders bei der Maus. Studien über die Entwickl. des Zwerchfells u. der benachbarten Organe bei den Wirbeltieren. Ebenda, 1895.* — *Die Bildung des Septum transversum beim Hühnerembryo. Ebenda 1896.* — *Über die Entwicklung des Septum transversum. Anat. Anz. 1899.* — **Strahl u. Carius,** *Beiträge zur Entwicklungsgesch. des Herzens u. der Körperhöhlen. Arch. Anat. u. Phys. 1889.* — **Swaen,** *Recherches sur le développement du foie, du tube digestif, de l'arrière-cavité du péritoine et du mésentère. Journ. Anat. et Phys., Tome XXXII, 1896 u. Tome XXXIII, 1897.* — **Uskow, N.,** Über die Entwicklung des *Zwerchfells, des Pericardiums u. des*

Cöloms. Arch. mikr. Anat., Bd. XXII, 1883. — ***Waldeyer,*** *Über die Beziehungen der Hernia diaphragmatica congenita zur Entwicklungsweise des Zwerchfells. Deutsche med. Wochenschr. 1884.*

2. Entwicklungsgeschichte des Herzens und der Gefäße.

Aschoff, A., *Beitrag zur Entwicklungsgesch. der Arterien beim menschl. Embryo. Morph. Arb., Bd. II, 1892.* — ***Arnold, J.,*** *Ein Beitrag zur normalen u. pathologischen Entwicklungsgesch. der Vorhofsscheidewand des Herzens. Arch. pathol. Anat., Bd. LI, 1870.* — ***van Bemmelen,*** *Die Viszeraltaschen u. Aortenbogen bei Reptilien u. Vögeln. Zool. Anz. 1886.* — *Über die Entwickl. der Kiementaschen u. der Aortenbogen bei den Seeschildkröten. Anat. Anz. 1893.* — ***Bernays, A. C.,*** *Entwicklungsgesch. der Atrioventrikularklappen. Morph. Jahrb., Bd. II, 1876.* — ***Boas,*** *Über die Arterienbogen der Wirbeltiere. Morph. Jahrb., Bd. XIII, 1888.* — ***Born, G.,*** *Beiträge zur Entwicklungsgesch. des Säugetierherzens. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXIII, 1889.* — ***Brachet, A.,*** *Recherches sur le développement du cœur, des premières vaisseaux et du sang chez les Amphibiens urodèles (Triton alp.). Arch. Anat. micr., Tome II, 1898.* — ***Brenner, A.,*** *Über das Verhältnis des N. laryngeus inf. vagi zu einigen Aortenvarietäten des Menschen u. zu dem Aortensystem der durch Lungen atmenden Wirbeltiere überhaupt. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1883.* — ***Bruch, C.,*** *Über den Schließungsprozeß des Foramen ovale bei Menschen u. Säugetieren. Abh. Senckenb. Naturf. Ges. 1863.* — ***Choronschitzky, B.,*** *Die Entstehung der Milz, Leber, Gallenblase, Bauchspeicheldrüse u. des Pfortadersystems bei den verschiedenen Abteilungen der Wirbeltiere. Anat. Hefte, Bd. XIII, 1900.* — ***Eternod,*** *Premiers stades de la circulation sanguine dans l'oeuf et l'embryon humain. Anat. Anz. 1899.* — ***Faus, C.,*** *Étude physiologique des premiers stades de développement du coeur embryonnaire du poulet. Arch. ital. Biol., Tome XIII, 1890.* — ***Gasser,*** *Über die Entstehung des Herzens bei Vogelembryonen. Arch. mikr. Anat., Bd. XIV, 1877.* — ***His, W.,*** *Beiträge zur Anatomie des menschl. Herzens. Leipzig 1886.* — ***Hochstetter, F.,*** *Über die Bildung der hinteren Hohlvene bei den Säugetieren. Anat. Anz. 1887.* — *Über den Einfluß der Entwicklung der bleibenden Nieren auf die Lage des Urnierenabschnittes der hinteren Kardinalvenen. Ebenda, 1888.* — *Beiträge zur vergleich. Anatomie u. Entwicklungsgesch. des Venensystems der Amphibien und Fische. Morph. Jahrb., Bd. XIII, 1888.* — *Über das Gekröse der hinteren Hohlvene. Anat. Anz. 1888.* — *Beiträge zur Entwicklungsgesch. des Venensystems der Amnioten. Morph. Jahrb., Bd. XIII, XIX u. XX, 1888, 1892 u. 1893.* — *Über die Entwickl. des A. vertebralis beim Kaninchen usw. Ebenda, Bd. XVI, 1890.* — *Entwicklungsgesch. des Gefäßsystems. Ergebn. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. II u. III, 1892 u. 1893.* — *Über die Pars membranacea septi. Wiener klin. Wochenschr. 1898.* — *Die Entstehung des Blutgefäßsystems. Handb. der vergl. u. exper. Entwicklungsl., Bd. III, Abt. 2.* — ***Hoffmann,*** *Zur Entwicklungsgesch. des Herzens u. der Blutgefäße bei den Selachiern. Morph. Jahrb., Bd. XIX, 1893.* — *Zur Entwicklungsgesch. des Venensystems bei den Selachiern. Ebenda, Bd. XX, 1893.* — ***Houssay,*** *Développement et morphologie du parablast et de l'apareil circulatoire. Arch. zool. exp. et gén., Tome I, 1893.* — ***Lindes,*** *Ein Beitrag zur Entwicklungsgesch. des Herzens. Dissert., Dorpat 1865.* — ***Lockwood,*** *Development of the heart. Brit. med. Journ. 1888.* — *The early development of the pericardium, diaphragme and great veins. Phil. Trans. R. Soc. Lond., Vol. CLXXIX, 1889.* — ***Mall, F. P.,*** *Entwickl. der Branchialbogen des Hühnchens. Arch. Anat. u. Phys. 1887.* — ***Marshall, J.,*** *On the development of the great anterior veins in man and mammalia. Phil. Trans. R. Soc. Lond. 1850.* — ***Martin, H.,*** *Recherches anatomiques et embryologiques sur les artères coronaires du coeur chez les vertébrés. Paris 1894.* — ***Masius,*** *Quelques notes sur le développement du coeur chez le poulet. Arch. Biol., Tome IX, 1889.* — ***Mayer, P.,*** *Über die Entwickl. des Herzens u. der großen Gefäßstämme bei den Selachiern. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. VII, 1886/87.* — ***Minot, Ch. S.,*** *On the veins of the Wolffian bodies in the pig. Proc. Boston Soc. nat. hist., Vol. XXVIII, 1898, u. Science, Vol. VII.* — ***Oellacher,*** *Über die erste Entwickl. des Herzens u. der Perikardial- oder Herzhöhle bei Bufo cinereus. Arch. mikr. Anat., Bd. VII, 1871.* — ***Parker*** *and* ***Tozier, C. H.,*** *The thoracique derivates of the post. cardinal veines in swine. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. 1898.* — ***Quénu, E.,*** *Développement du coeur et du Pericard. Paris 1883.* — ***Rabl, C.,*** *Über die Bildung des Herzens der Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. XII, 1887.* — *Über die Entwickl. des Venensystems der Selachier. Festschrift Geburtst. von R. Leuckart, 1892.* — ***Rathke, H.,*** *Über die Bildung der Pfortader u. der Lebervenen bei Säugetieren. Meckels Arch. 1830.* — *Über den Bau u. die Entwickl. des Venensystems der Wirbeltiere. Bericht naturhist. Seminar Univ. Königsberg 1838.* — *Über die Entwickl. der Arterien, welche bei den Säugetieren von dem Bogen der Aorta ausgehen. Arch. Anat. u. Phys. 1843.* — ***Rée,*** *Note sur le développement du système veineux du foie chez les embryons de lapin. Journ. Anat. et Phys.,*

Tome XXXV, 1899. — **Röse, C.,** *Zur Entwicklungsgesch. des Säugetierherzens. Morph. Jahrb., Bd. XV.* — **Sabatier,** *Observations sur les transformations du système aortique dans la série des Vertébrés. Ann. sc. nat., S. 5, Tome XIX, 1874.* — **Schmidt, F. J.,** *Bidrag til Kundskaben om Hjertets Utviklingshistorie. Nordiskt med. Arkiv, Bd. II, 1870.* — **Strahl, H. u. Carius,** *Beiträge zur Entwicklungsgesch. des Herzens u. der Körperhöhlen. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1889.* — **Türstig,** *Mitteil. über die Entwickl. der primitiven Aorten nach Untersuch. an Hühnerembryonen. Dissert., Dorpat 1886.* — **Vialleton,** *Développement des aortes chez l'embryon de poulet. Journ. Anat. et Phys., Tome XXVIII, 1892.* — **Wertheimer, E.,** *Recherches sur la veine ombilicale. Journ. Anat. et Phys., Année XXII, 1886.* — **Young** *and* **Robinson,** *The development and morphology of the vascular system in mammals. Journ. Anat. and Phys., Vol. XXXII, 1898.* — **Zimmermann,** *Über einen zwischen Aorten- u. Pulmonalbogen gelegenen Kiemenarterienbogen beim Kaninchen. Anat. Anz. 1889.* — *Über die Kiemenarterienbogen des Menschen. Verh. X. internat. med. Kongreß, Berlin 1890, Bd. II.* — **Zumstein, J.,** *Zur Anatomie u. Entwicklung des Venensystems des Menschen. Anat. Hefte, Bd. VI, 1896.* — *Zur Entwicklung des Venensystems bei dem Meerschweinchen. Ebenda, Bd. VIII, 1897.*

3. Entwicklungsgeschichte der Lymphdrüsen, Lymphgefäße und der Milz.

Bartels, P., *Das Lymphgefäßsystem. Handb. d. Anat. d. Menschen, Bd. III, Abt. IV, 1909.* — **Budge, A.,** *Untersuch. über die Entwickl. des Lymphsystems beim Hühnerembryo. Arch. Anat. u. Phys. 1887.* — **Choronschitzky,** *Entstehung der Milz u. des dorsalen Pankreas beim Necturus. C. R. XII. Congrès intern. méd. Moscou 1897, Vol. II, 1899.* — **Conil,** *Contribution à l'étude du développement des ganglions lymphatiques. Thèse de Bordeaux 1890.* — **Glas, E.,** *Über die Entwicklung der Milz bei Tropidonotus natrix. Sitz.-Ber. K. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Abt., Bd. CIX, 1900.* — **Gulland,** *The development of lymphatic glands. Journ. Pathol., Vol. II, Edinburgh 1891.* — **Janosik,** *Le pancreas et la rate. Bibliogr. anat., Tome III, 1895.* — **Kollmann, J.,** *Die Entwicklung der Lymphknötchen in dem Blinddarm u. in dem Processus vermiformis.* — *Die Entwicklung der Tonsillen u. die Entwicklung der Milz. Arch. Anat. u. Phys. 1900.* — **Kraaz, A.,** *Zur Entstehung der Milz. Dissert., Marburg 1897.* — **v. Kupffer, C.,** *Über die Entwickl. der Milz u. Pankreas. Arb. a. d. Anat. Inst. München 1892.* — **Laguesse,** *Recherches sur le développement de la rate chez les poissons. Journ. Anat. et Phys. 1890.* — *Le tissu splenique et son développement. Anat. Anz. 1891.* — *La rate est-elle d'origine entodermique ou mesodermique? Bibliogr. anat., Tome II, 1894.* — **Maurer,** *Die erste Anlage der Milz usw. bei Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. XVI.* — **Peremeschko,** *Über die Entwicklung der Milz. Sitz.-Ber. Wien. Akad. Wiss., math.-nat. Abt., Bd. LVI, 1867.* — **Ranvier,** *Développement des vaisseaux lymphatiques. C. R. Acad. Sc. Paris, Tome CXXI, 1895.* — *La théorie de la confluence des lymphatiques et le développement des ganglions lymphatiques. Ebenda, Tome CXXIII, 1896.* — *Morphologie et développement des vaisseaux lymphatiques chez les mammifères. Arch. Anat. micr., Tome I, 1897/98.* — **Retterer,** *Sur le premier développement des ganglions lymphatiques. C. R. Soc. biol. Paris, Tome LII, 1900.* — **Ruffini,** *Sullo sviluppo della milza nella rana esculenta. Monit. zool. ital., Vol. X, 1899.* — **Sabin, J. R.,** *On the development of lymphatic nodes in the pig. Amer. Journ. Anat., Vol. IV, 1905.* — **Sala, L.,** *Sullo sviluppo dei cuori l'infatici e dei dotti toracici nell' embrione di pollo. Roma 1900.* — **Saxer,** *Über die Entwicklung u. den Bau normaler Lymphdrüsen. Anat. Hefte, Bd. VI, 1896.* — **Sertoli,** *Über die Entwicklung der Lymphdrüsen. Sitz.-Ber. Wien. Akad. Wiss., Bd. LIV, Abt. II, 1866.* — **Tonkoff, W.,** *Die Entwicklung der Milz bei den Amnioten. Arch. mikr. Anat., Bd. LVI, 1900.* — **Woit, O.,** *Zur Entwicklung der Milz. Anat. Hefte, Bd. IX, 1897.*

Siehe ausführliches Literaturverzeichnis in Kap. XVIII von KEIBEL-MALL, Handb. d. Entwicklungsgesch. d. Menschen 1911.

Literatur zu Kapitel XX.

Entwicklungsgeschichte des Skeletts.

Ahlborn, Fr., *Über die Segmentation des Wirbeltierkörpers. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XL.* — **Albrecht, P.,** *Sur la valeur morphologique de l'articulation mandibulaire, du cartilage de Meckel et des osselets de l'ouie etc. Bruxelles 1883.* — **Balfour,** *On the development of the skeleton of the paired fins of Elasmobranchii etc. Proceed. Zool. Soc. London 1881.* — **v. Bardeleben, K.,** *Das Os intermedium tarsi der Säugetiere. Zool. Anz., Bd. VI, 1883.* — *Über neue Bestandteile der Hand- u.*

Fußwurzel der Säugetiere usw. Jen. Zeitschr., Bd. XIX, Suppl.-Heft III. — **Baumgarten,** *Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Gehörknöchelchen. Arch. mikr. Anat., Bd. XL, 1892.* — **Baumüller,** *Über die letzten Veränderungen des Meckelschen Knorpels. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XXXII, 1879.* — **Bernays, A.,** *Die Entwicklungsgesch. des Kniegelenks des Menschen usw. Morph. Jahrb., Bd. IV, 1878.* — **Braus, A.,** *Die Entwicklung der Form der Extremitäten u. des Extremitätenskeletts. Handb. d. vergl. u. exper. Entwicklungsl. d. Wirbeltiere, Bd. III, Abt. 2, 1905.* — **Brock,** *Über die Entwicklung des Unterkiefers der Säugetiere. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XXVII.* — **Broman, J.,** *Über die Entwicklung der Gehörknöchelchen beim Menschen. Anat. Hefte, Bd. XI, 1899.* — **Carius,** *Über die Entwicklung der Chorda u. der primitiven Rachenhaut bei Meerschweinchen u. Kaninchen. Dissert. 1888.* — **Corning,** *Über die sogen. Neugliederung der Wirbelsäule u. über das Schicksal der Urwirbelhöhle bei Reptilien. Morph. Jahrb., Bd. XVII.* — **Decker,** *Über den Primordialschädel einiger Säugetiere. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XXXVIII, 1883.* — **Dohrn, A.,** *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers: IV. Die Entwickl. u. Differenzierung der Kiemenbogen der Selachier. V. Zur Entstehung u. Differenzierung der Viszeralbogen bei Petromyzon. VI. Die paarigen u. unpaaren Flossen der Selachier. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. V.* — **Dubois,** *Zur Morphologie des Larynx. Anat. Anz., Jahrg. I.* — **Dugès,** *Recherches sur l'ostéologie des Batraciens à leurs différents âges, 1834.* — **Dursy, E.,** *Zur Entwicklungsgesch. des Kopfes des Menschen u. der höheren Wirbeltiere, 1869.* — **von Ebner,** *Urwirbel u. Neugliederung der Wirbelsäule. Sitz.-Ber. Akad. Wiss., math.-nat. Kl., Abt. III, Bd. XCVII.* — **Frenkel, F.,** *Beitrag zur anatomischen Kenntnis des Kreuzbeins der Säugetiere. Jen. Zeitschr., Bd. VIII, 1873.* — **Fraser,** *On the development of the ossicula auditus in the higher mammalia. Philos. Trans. R. Soc. Lond., Vol. CLXXIII, 1882.* — **Froriep, A.,** *Zur Entwicklungsgesch. der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas u. Epistropheus u. der Occipitalregion. I. Beobachtung an Hühnerembryonen. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1883. II. Beobachtung an Säugetierembryonen. Ebenda, 1886.* — *Über ein Ganglion des Hypoglossus u. Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Ebenda, 1882.* — **Gadow,** *On the modifications of the first and second visceral arches with especial reference to the homologies of the auditory ossicles. Philos. Trans. R. Soc. Lond. 1888, Vol. CLXXIX, 1889.* — **Gaupp,** *Beiträge zur Morphologie des Schädels. I. Primordialcranium u. Kieferbogen von Rana fusca. Morph. Arb., Bd. II, 1893.* — *Alte Probleme u. neuere Arbeiten über den Wirbeltierschädel. Ergebn. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. X, 1900.* — *Das Hyobranchialskelett der Wirbeltiere. Ebenda, Bd. XIV, 1905.* — *Das Chondrocranium von Lacerta. Anat. Hefte, Bd. XIV, 1900.* — *Über die Ala temporalis des Säugetierschädels u. die Regio orbitalis. Ebenda, Bd. XIX, 1902.* — *Die Entwicklung des Kopfskeletts. Handb. d. vergl. u. exper. Entwicklungsl., Bd. III, Abt. 2, 1905.* — **Gegenbaur,** *Über die Entwicklung der Clavicula. Jen. Zeitschr., Bd. I.* — *Zur Morphologie der Gliedmaßen der Wirbeltiere. Morph. Jahrb., Bd. II, 1876.* — *Über die Kopfnerven von Hexanchus und ihr Verhältnis zur Wirbeltheorie des Schädels. Jen. Zeitschr., Bd. VI.* — *Das Kopfskelett der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntnis der Genese des Kopfskeletts der Wirbeltiere. Leipzig 1872.* — *Über das Archipterygium. Jen. Zeitschr., Bd. VII.* — *Die Metamerie des Kopfes u. die Wirbeltheorie des Kopfskeletts. Morph. Jahrb., Bd. XIII, 1887.* — **Götte, A.,** *Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbeltiere (Brustbein und Schultergürtel). Arch. mikr. Anat., Bd. XIV, 1877.* — **Gradenigo, G.,** *Die embryonale Anlage des Mittelohres, die morphologische Bedeutung der Gehörknöchelchen. Mitteil. embryol. Inst. Univ. Wien 1887.* — **Hannover, A.,** *Primordialbrusken og dens Forbening i det menneskelige Kranium for fodselen. Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter. Kjobenhavn 1880.* — *Primordialbrusken og dens Forbening i Truncus og Extremiteter hos Mennesket for Fodselen (Table des matières et extrait en français). Kjobenhavn 1887.* — **Hasse, O.,** *Die Entwicklung des Atlas u. Epistropheus des Menschen u. der Säugetiere. Anat. Stud., Bd. I.* — **Henke u. Reyher,** *Studien über die Entwicklung der Extremitäten des Menschen, insbesondere der Gelenkflächen. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, Bd. LXX, 1875.* — **Hertwig, Osc.,** *Über das Zahnsystem der Amphibien u. seine Bedeutung für die Genese des Skeletts der Mundhöhle. Arch. mikr. Anat., Bd. XI, Supplem., 1874.* — **Hoffmann, C. K.,** *Beiträge zur vergleich. Anatomie der Wirbeltiere. Niederländ. Arch. Zool., Bd. V, 1879.* — **Huxley,** *Lectures on the elements of comparative anatomy.* — **Jacobson,** *Arch. Anat. u. Phys., 1844. Ref. im Jahresber. von Hannover.* — **Jacoby,** *Ein Beitrag zur Kenntnis des menschl. Primordialcraniums. Arch. mikr. Anat., Bd. XLIV, 1895.* — **Julin, Charl.,** *Recherches sur l'ossification du maxillaire inférieur chez le foetus de la balaenoptera. Arch. Biol., Tome I, 1880.* — **Kann,** *Das vordere Chordaende. Dissert., Erlangen 1888.* — **Keibel,** *Zur Entwicklungsgesch. der Chorda bei Säugern. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1889.* — **Kölliker, A.,** *Allgemeine Betrachtungen über die Entstehung des knöchernen Schädels der Wirbeltiere. Ber. zootom.*

Anst. Würzburg. Leipzig 1849. — **Kölliker, Th.,** *Über das Os intermaxillare des Menschen u. die Anatomie der Hasenscharte u. des Wolfsrachens. Nova Acta Acad. Leop.-Carol., Bd. XLIII, 1882.* — **Kollmann,** *Entwicklung der Chorda dorsalis bei dem Menschen. Anat. Anz. 1890.* — **v. Kupffer,** *Studien zur vergleich. Entwicklungsgesch. des Kopfes der Kranioten. 1892.* — **Leboucq, H.,** *Recherches sur le mode de disparition de la corde dorsale chez les vertébrés supérieurs. Arch. Biol., Tome I, 1880.* — **Levi, G.,** *Beitrag zum Studium des knorpeligen Primordialcraniums des Menschen. Arch. mikr. Anat., Bd. LV, 1900.* — **Magitot et Robin,** *Mémoire sur un organe transitoire de la vie foetale désigné sous le nom de cartilage de Meckel. Ann. Sc. nat., Tome XVIII, 1862.* — **Masquelin,** *Recherches sur le développement du maxillaire inférieur de l'homme. Bull. Acad. de Belgique, Sér. 2, Tome XLV, 1878.* — **v. Mihálkovics,** *Anatomie u. Entwicklungsgesch. der Nase u. ihrer Nebenhöhlen. Heymanns Handb. der Laryng. Wien 1896. (Daselbst auch ausführliches Literaturverzeichnis.)* — **Mollier, S.,** *Zur Entwicklung der Selachierextremitäten. Anat. Anz. 1892.* — **Müller, Ch.,** *Zur Entwicklung des menschl. Brustkorbs. Morph. Jahrb., Bd. XXXV, 1906.* — **Oken,** *Über die Bedeutung der Schädelknochen. Jena 1807.* — **Parker, W. K. u. Bettany,** *Die Morphologie des Schädels. Deutsche Ausgabe von Vetter, 1879.* — **Perenyi,** *Entwicklung der Chorda dorsalis bei Torpedo marmorata. Ber. Akad. Wiss. Budapest, Bd. IV u. V.* — **Rabl, K.,** *Über das Gebiet des Nervus facialis. Anat. Anz., Bd. II, 1887.* — *Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb., Bd. XIX, 1892.* — **Reichert, C.,** *Über die Visceralbogen der Wirbeltiere im allgemeinen u. deren Metamorphose bei den Vögeln u. Säugetieren. Arch. Anat. u. Phys., 1837.* — **Rosenberg, E.,** *Untersuchungen über die Occipitalregion des Cranium u. den proximalen Teil der Wirbelsäule einiger Selachier. Dorpat 1884.* — *Über die Entwickl. der Wirbelsäule u. das Centrale carpi des Menschen. Morph. Jahrb., Bd. I, 1875.* — **Ruge,** *Untersuchungen über Entwicklungsvorgänge am Brustbein u. an der Sternoclavicularverbindung des Menschen. Morph. Jahrb., Bd. VI, 1880.* — **Salensky, W.,** *Beiträge zur Entwicklungsgesch. der knorpeligen Gehörknöchelchen bei Säugetieren. Morph. Jahrb., Bd. VI.* — **Schauinsland, H.,** *Weitere Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Hatteria. Skelettsystem usw. Arch. mikr. Anat., Bd. LVI, 1900.* — *Die Entwickl. der Wirbelsäule nebst Rippen u. Brustbein. Handb. d. vergl. u. exper. Entwicklungsl., Bd. III, Abt. 2, 1905.* — **Schmidt, E.,** *Über die postembryonale Weiterbildung der Jacobsonschen Organe. Dissert., Berlin 1896.* — **Schwegel,** *Die Entwicklungsgesch. der Knochen des Stammes u. der Extremitäten usw. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., 1858.* — **Sewertzoff,** *Die Entwicklung des Selachierschädels. Festschr. z. 70. Geburtst. von v. Kupffer. Jena 1899.* — **Spöndli, H.,** *Über den Primordialschädel der Säugetiere u. des Menschen. Dissert., Zürich 1846.* — **Spurgat,** *Beiträge zur vergleich. Anatomie der Nasen- u. Schnauzenknorpel des Menschen u. der Tiere. Morph. Arb., Jena 1896.* — **Stöhr,** *Zur Entwicklungsgesch. des Kopfskeletts der Teleostier. Festschr. d. med. Fakultät Würzburg. Leipzig 1882.* — *Zur Entwicklungsgesch. des Urodelenschädels. Zeitschr. wiss. Zoologie, Bd. XXXIII, 1879.* — *Zur Entwicklungsgesch. des Anurenschädels. Ebenda, Bd. XXXVI, 1881.* — *Über Wirbeltheorie des Schädels. Sitz.-Ber. Phys.-med. Ges. Würzburg 1881.* — **Tonkoff,** *Zur Entwicklungsgesch. des Anurenschädels. Anat. Anz., Bd. XVIII, 1900.* — **Wiedersheim,** *Über die Entwicklung des Schulter- u. Beckengürtels. Anat. Anz., Bd. IV, 1889; Bd. V, 1890.* — *Das Gliedmaßenskelett der Wirbeltiere. 1892.* — **Zondek,** *Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Gehörknöchelchen. Arch. mikr. Anat., Bd. XLIV, 1895.*

Ausführliche Literaturverzeichnisse über das Skelett findet man in KEIBEL-MALL, Handb. d. Entwicklungsgesch. d. Menschen, Bd. I, Kap. XI.

Außer den die Entwicklung einzelner Organsysteme behandelnden Schriften sind noch folgende größere monographische Werke anzuführen:

Entwicklungsgeschichte des Menschen.

Coste, *Histoire générale et particulière du développement des corps organisés. 1847—1859.* — **Erdl,** *Die Entwicklung des Menschen u. Hühnchens im Ei. Leipzig 1845.* — **Ecker,** *Icones physiologicae. Leipzig 1851—1859.* — **His,** *Anatomie menschl. Embryonen. Heft I. Embryonen des 1. Monats. Heft II. Gestalt u. Größenentwicklung bis zum Schluß des 2. Monats. Heft III. Zur Geschichte der Organe.*

Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere.

Balfour, *A monograph on the development of Elasmobranch fishes. London 1878.* — ***v. Baer, C. E.,*** *Über die Entwicklungsgesch. der Tiere. Beobachtung u. Reflexion. Königsberg 1828 u. 1837.* — ***Bischoff,*** *Entwicklungsgesch. des Kaninchens. Braunschweig 1842.* — *Entwicklungsgesch. des Hundeeies. 1845.* — *Entwicklungsgesch. des Meerschweinchens. 1852.* — *Entwicklungsgesch. des Rehes. 1854.* — ***Bonnet,*** *Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1884 u. 1889.* — ***Cattaneo,*** *Embriologia e morphologia generale. Milano 1894.* — ***Duval,*** *Atlas d'Embryologie. Paris 1889.* — ***Götte,*** *Entwicklungsgesch. der Unke. Leipzig 1875.* — *Entwicklungsgesch. des Flußneunauges. 1890.* — ***Hatschek, B.,*** *Studien über Entwicklung des Amphioxus. Arb. Zool. Inst. Univ. Wien 1882.* — ***Hensen,*** *Beobachtungen über die Befruchtung u. Entwicklung des Kaninchens u. Meerschweinchens. Zeitschr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. I, 1876.* — ***His, W.,*** *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. Die erste Entwicklung des Hühnchens im Ei. Leipzig 1868.* — ***Hubrecht,*** *Studies in mammalian embryology. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S., Vol. XXX.* — ***Marshall, A. M.,*** *Vertebrate Embryologie. A text-book for Students. London, Smith, Edler Co., 1893.* — ***Merkel, Fr.,*** *Menschliche Embryonen verschiedenen Alters, auf Medianschnitten untersucht.* — ***Rathke,*** *Entwicklungsgesch. der Natter. Königsberg 1839.* — ***Remak,*** *Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. Berlin 1855.* — ***Roule, L.,*** *L'Embryologie générale. Paris 1892.* — ***Selenka,*** *Studien über Entwicklungsgesch. der Tiere. Wiesbaden 1886 usw.* — ***Schultze, M.,*** *Die Entwicklungsgesch. von Petromyzon Planeri. 1856.* — ***Semon, Rich.,*** *Zur Entwicklungsgesch. der Monotremen. Denkschr. med. Ges. Jena, Bd. V.*

Als ausführliches Literaturverzeichnis embryologischer Arbeiten ist zu erwähnen:

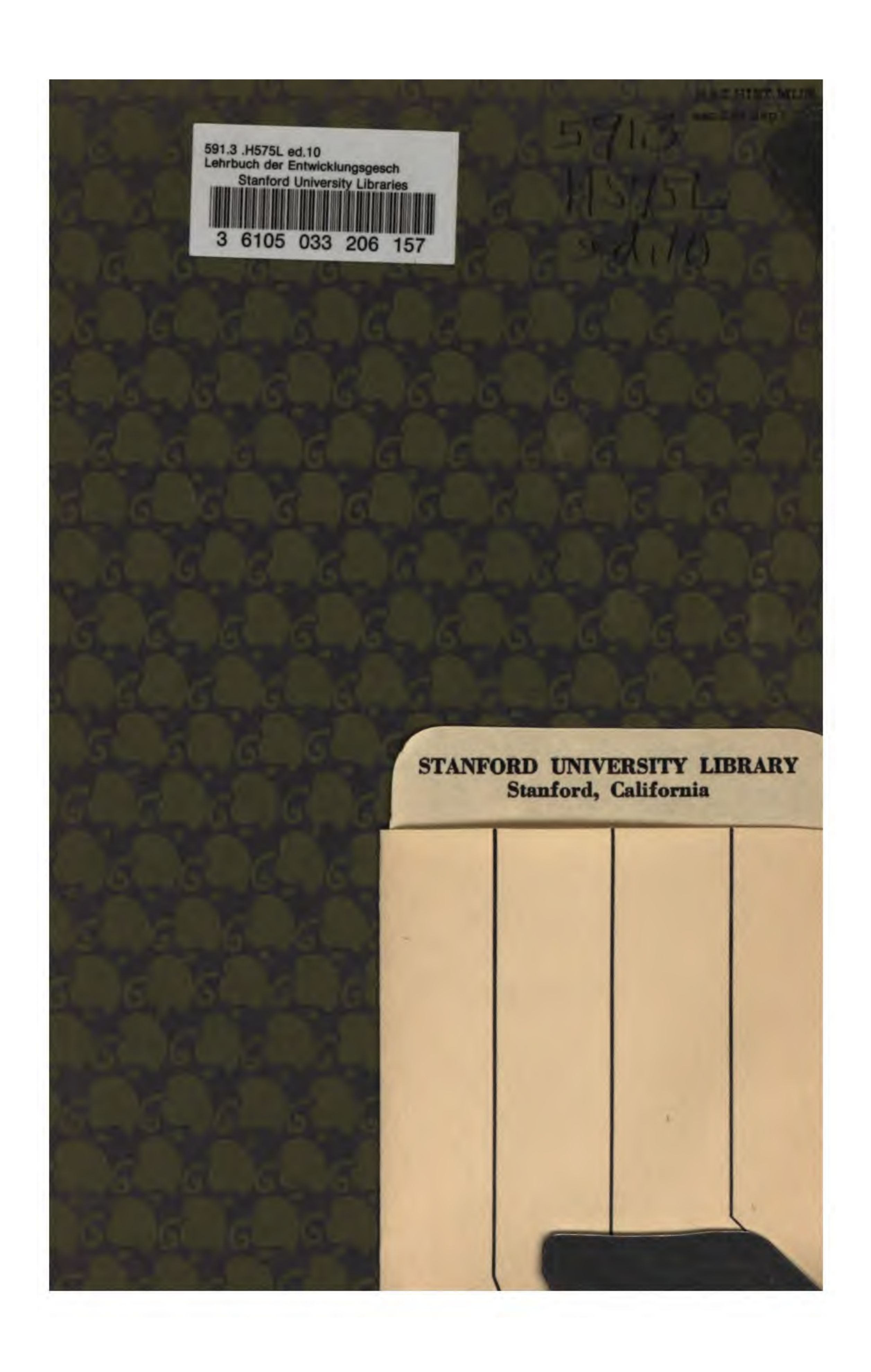
Minot, Ch. S, *A bibliography of vertebrata embryology. Boston 1893.* — ***Hertwig, Osc.,*** *Handb. der vergleich. u. experiment. Entwicklungslehre der Wirbeltiere, bearbeitet von Barfurth, Braus und anderen Gelehrten, S. 71—85 und die speziellen Literaturübersichten am Schluß der einzelnen Kapitel.*

Register.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.






591.3 .H575L ed.10
Lehrbuch der Entwicklungsgesch
Stanford University Libraries
3 6105 033 206 157
STANFORD UNIVERSITY LIBRARY
Stanford, California

